

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

FILOGENIA MOLECULAR DE LAMIINAE (COLEOPTERA: CERAMBYCIDAE)

DIEGO DE SANTANA SOUZA

CURITIBA

2017

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

FILOGENIA MOLECULAR DE LAMIINAE (COLEOPTERA: CERAMBYCIDAE)

DIEGO DE SANTANA SOUZA

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Entomologia) da Universidade Federal do Paraná como requisito parcial à obtenção do grau de Doutor em Ciências Biológicas.

Orientadora: Dra. Luciane Marinoni.

Co-orientadores: Dr. Jesús Gómez-Zurita (CSIC-UPF) e Dra. Marcela Laura Monné (MNRJ).

CURITIBA, PARANÁ, BRASIL

MARÇO DE 2017

Universidade Federal do Paraná
Sistema de Bibliotecas

Souza, Diego de Santana
Filogenia molecular de Lamiinae (Coleoptera: Cerambycidae). / Diego
de Santana Souza. – Curitiba, 2017.
64 f. : il. ; 30cm.

Orientadora: Luciane Marinoni
Co-orientador: Jesús Gómez-Zurita
Co-orientadora: Marcela Laura Monné

Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de
Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas
(Entomologia).

1. Filogenia. 2. Coleoptero. I. Título II. Marinoni, Luciane. III.
Gómez-Zurita, Jesús. IV. Monné, Marcela Laura. V. Universidade Federal
do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em
Ciências Biológicas (Entomologia).

CDD (20. ed.) 595.76

DIEGO DE SANTANA SOUZA

"ANÁLISE FILOGENÉTICA MOLECULAR DAS TRIBOS DE LAMIINAE
(COLEOPTERA: CERAMBYCIDAE)"

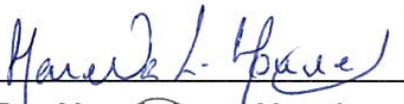
Tese aprovada como requisito parcial para obtenção do grau de "Doutor em Ciências Biológicas", no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Entomologia, da Universidade Federal do Paraná, pela Comissão formada pelos professores:



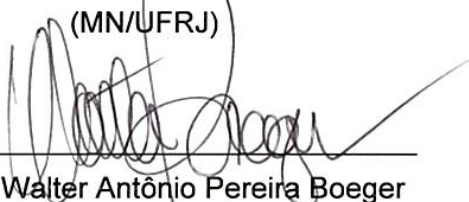
Profa. Dra. Luciane Marinoni (Orientadora)
(UFPR)



Dr. Jesús Gómez-Zurita
(CSI-UPF - Barcelona Espanha)



Profa. Dra. Marcela Laura Monné
(MN/UFRJ)



Prof. Dr. Walter Antônio Pereira Boeger
(UFPR)



Prof. Dr. Rodrigo dos Santos Machado Feitosa
(UFPR)

Curitiba, 07 de março de 2017.

AGRADECIMENTOS

Aos meus orientadores, Dra. Luciane Marinoni, Dr. Jesús Gómez-Zurita e Dra. Marcela Monné, pela amizade, dedicação com a orientação, confiança e incentivo constante.

Ao Dr. Miguel Monné pela disponibilidade e ajuda com a identificação das espécies.

Ao Dr. Petr Švácha pela disponibilidade e atenção durante a visita ao *Institute of Entomology*, em České Budějovice, República Tcheca, pela doação de material e pelas valiosas sugestões para a discussão deste estudo.

Aos colegas de laboratório, especialmente Marcoandre Savaris e Silvana Lampert pela ajuda com as coletas e pela doação de material coletado em álcool absoluto.

À Anabela Cardoso pela disponibilidade, paciência e ajuda laboratorial oferecida durante o doutorado sanduíche no *Institut de Biologia Evolutiva*, em Barcelona, Espanha.

A Nikolaos-Panagiotis Vlachopoulos, pela ajuda com a obtenção de sequências e alinhamento da estrutura secundária de 28S rRNA.

À CAPES, pela concessão da bolsa de doutorado no Brasil.

Ao CNPq, através do programa Ciência sem Fronteiras, e ao Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC), pelo suporte financeiro fornecido durante o período de doutorado sanduíche no exterior.

À minha esposa, Tatiana Sepúlveda, pelo companheirismo, apoio intelectual, confiança e, especialmente, pela paciência em ouvir as historinhas sobre taxonomia de Lamiinae.

À minha família, pelo incentivo à concretização deste trabalho.

RESUMO

SOUZA, D. S Filogenia molecular de Lamiinae (Coleoptera: Cerambycidae).

Lamiinae é a subfamília mais diversa de Cerambycidae, com mais de 19.000 espécies distribuídas em todas as regiões biogeográficas, classificadas em 78 tribos. A maioria das tribos de Lamiinae foi proposta durante o século XIX e, até hoje, nenhuma das tribos teve sua monofilia testada por critérios filogenéticos. Neste estudo, apresenta-se a primeira inferência filogenética de Lamiinae, realizado com base em 130 táxons terminais (representantes de 46 tribos de Lamiinae) e caracteres moleculares, incluindo dois marcadores mitocondriais (cox1 e 16S rRNA) e três nucleares (Wg, CPS e 28S rRNA). Nos resultados das análises, inferidas pela análise de máxima verossimilhança e inferência bayesiana, apenas nove tribos são corroboradas como linhagens monofiléticas (Polyrhaphidini, Ceroplesini, Mesosini, Astatini, Phytoeciini, Obereini, Lamiini, Dorcadionini e Batocerini); enquanto a maioria das demais tribos aparece como grupos para- ou polifiléticos nas topologias resultantes. A sistemática das tribos é discutida sob uma visão histórica e são propostas mudanças taxonômicas para nove delas, incluindo duas revalidações (Hippopsini Thomson, 1860 e Taeniotini Thomson, 1864) e sete sinonímias: Onocephalini Thomson, 1860 **syn. n.** de Onciderini Thomson, 1860; Aerenicini Lacordaire, 1872 **syn. n.** de Hemilophini Thomson, 1868; Phytoeciini Mulsant, 1839 **syn. n.** de Saperdini Mulsant, 1839; Obereini Thomson, 1864 **syn. n.** de Saperdini Mulsant, 1839; Xenofreini Aurivillius, 1923 **syn. n.** de Acanthoderini Thomson, 1860; Colobotheini Thomson, 1860 **syn. n.** de Acanthocinini Blanchard, 1845; e Moneilemini Thomson, 1864 **syn. n.** de Acanthocinini Blanchard, 1845. Outras transferências são propostas para definir a monofilia das tribos, incluindo a transferência de *Mecas* LeConte, 1852 de Phytoeciini para Hemilophini; e a transferência de *Oreodera* Audinet-Serville, 1835 e *Macropophora* Thomson, 1864 de Acanthoderini para Acrocinini.

ABSTRACT

SOUZA, D. S. Molecular phylogeny of Lamiinae (Coleoptera: Cerambycidae).

Lamiinae is one of the most diverse subfamilies in Cerambycidae, with almost 19.000 species distributed in all biogeographical regions, classified into 78 tribes. Most of the tribes of Lamiinae were raised on the IX century and, until today, none of them have had its monophyly confirmed under phylogenetic criteria. We present herein the first phylogenetical study of Lamiinae, inferred from 130 terminals (representing 46 tribes of Lamiinae) and molecular data, including two fragments of the mDNA (cox1 and 16S rRNA) and tree nuclear markers (Wg, CPS e 28S rRNA). In our results, inferred under maximum likelihood criterion and bayesian inference, only nine tribes are corroborated as monophyletic lineages (Polyrhaphidini, Ceroplesini, Mesosini, Astathini, Phytoeciini, Obereini, Lamiini, Dorcadionini and Batocerini); while most of other tribes resulted as para- or polyphyletic in the topologies. Systematic of the tribes is discussed on a historical view and taxonomic changes for nine tribes are proposed, including two revalidations of name (Hippopsini Thomson, 1860 e Taeniotini Thomson, 1864) and seven synonymies: Onocephalini Thomson, 1860, **syn. n.** of Onciderini Thomson, 1860; Aerenicini Lacordaire, 1872, **syn. n.** of Hemilophini Thomson, 1868; Phytoeciini Mulsant, 1839, **syn. n.** of Saperdini Mulsant, 1839; Obereini Thomson, 1864, **syn. n.** of Saperdini Mulsant, 1839; Xenofreini Aurivillius, 1923, **syn. n.** of Acanthoderini Thomson, 1860; Colobotheini Thomson, 1860, **syn. n.** of Acanthocinini Blanchard, 1845; and Moneilemini Thomson, 1864, **syn. n.** of Acanthocinini Blanchard, 1845. Other transfers are proposed for several genera in order to define the monophyly of the tribes, including *Mecas* LeConte, 1852, which is transferred from Phytoeciini to Hemilophini; and *Oreodera* Audinet-Serville, 1835 and *Macropophora* Thomson, 1864, which are transferred from Acanthoredini to Acrocinini.

LISTA DE TABELAS

| | Página |
|--|--------|
| Tabela 1. Táxons incluídos nas inferências filogenéticas das tribos de Lamiinae. | 5 |
| Tabela 2. <i>Primers</i> utilizados para amplificação dos marcadores utilizados neste estudo. | 10 |
| Tabela 3. Esquema de partições e modelos de substituição selecionados para cada partição, de acordo com a análise realizada no programa PartitionFinder v1.0.1. As posições indicadas na tabela referem-se ao alinhamento concatenado com todos os marcadores disponíveis neste estudo. | 15 |
| Tabela 4. Informação estatística da diversidade de caracteres das sequências de Cerambycidae amostradas neste estudo com base no alinhamento ótimo de cada marcador. | 17 |
| Tabela 5. Resultados do teste de congruência (<i>incongruence length difference</i> , ILD) realizados entre os marcadores COI, 16S rRNA, Wg, CPS e 28S rRNA. Diagonal superior: resultados dos testes realizados com matrizes completas, incluindo todos os terminais disponíveis nas partições. Diagonal inferior: resultados dos testes realizados com matrizes reduzidas, excluindo os terminais com dados faltantes completos em pelo menos uma das partições. Valores de <i>p</i> inferiores a 0,05 são assumidos como rejeição da hipótese de incongruência entre os marcadores. | 19 |
| Tabela 6. Valores de verossimilhança marginal (-lnL) obtidos para as análises de máxima verossimilhança realizadas para cada conjunto de dados utilizados neste estudo (marcadores individuais e matrizes concatenadas). | 20 |
| Tabela 7. Valores estimados de verossimilhança marginal e desvio padrão de <i>split frequencies</i> resultantes da inferência bayesiana realizada com o conjunto de dados concatenados utilizados neste estudo (matrizes completa e reduzida). | 21 |

LISTA DE FIGURAS

| | Página |
|---|--------|
| <p>Figura 1. Modelo da estrutura secundária de 16S rRNA proposto para 119 espécies de Cerambycidae (incluindo representantes das subfamílias Prioninae, Parandrinae, Lepturinae e Lamiinae). Modelo apresentado com base na sequência de <i>Lamia textor</i> (Linnaeus, 1758). Simbologia para pareamento de bases segue a seguinte notação: pareamentos canônicos de bases são representados por traços (C–G, G–C, A–U, U–A); pareamentos entre as bases G e U são representados por círculos negros pequenos (G•U); outros pareamentos não canônicos são representados por círculos negros grandes (<i>e.g.</i>, U•U).</p> | 41 |
| <p>Figura 2. Modelo da estrutura secundária de 28S rRNA (domínios D1, D2 e D3) proposto para 97 espécies de Cerambycidae (incluindo representantes das subfamílias Prioninae, Parandrinae, Lepturinae e Lamiinae). Modelo apresentado com base na sequência de <i>Lamia textor</i> (Linnaeus, 1758). Regiões da estrutura são nomeadas de acordo com Kjer (1995) e Gillespie <i>et al.</i> (2004). Simbologia para pareamento de bases segue a seguinte notação: pareamentos canônicos de bases são representados por traços (C–G, G–C, A–U, U–A); pareamentos entre as bases G e U são representados por círculos negros pequenos (G•U); outros pareamentos não canônicos são representados por círculos negros grandes (<i>e.g.</i>, U•U).</p> | 42 |
| <p>Figura 3. Hipótese filogenética para as relações entre 115 espécies de Lamiinae e cinco representantes de outras subfamílias de Cerambycidae. Análise de máxima verossimilhança realizada com marcador <i>cox1</i>, separadamente. Valores de Bootstrap são apresentados sobre os ramos.</p> | 43 |
| <p>Figura 4. Hipótese filogenética para as relações entre 114 espécies de Lamiinae e cinco representantes de outras subfamílias de Cerambycidae. Análise de máxima verossimilhança realizada com marcador 16S rRNA, separadamente. Valores de Bootstrap são apresentados sobre os ramos.</p> | 44 |
| <p>Figura 5. Hipótese filogenética para as relações entre 97 espécies de Lamiinae e cinco representantes de outras subfamílias de Cerambycidae. Análise de máxima verossimilhança realizada com marcador <i>Wg</i>, separadamente. Valores de Bootstrap são apresentados sobre os ramos.</p> | 45 |
| <p>Figura 6. Hipótese filogenética para as relações entre 85 espécies de Lamiinae e sete representantes de outras subfamílias de Cerambycidae. Análise de máxima verossimilhança realizada com marcador CPS, separadamente. Valores de Bootstrap são apresentados sobre os ramos.</p> | 46 |
| <p>Figura 7. Hipótese filogenética para as relações entre 90 espécies de Lamiinae e sete representantes de outras subfamílias de Cerambycidae. Análise de máxima verossimilhança realizada com marcador 28S rRNA, separadamente. Valores de</p> | 47 |

Bootstrap são apresentados sobre os ramos.

Figura 8. Hipótese filogenética para as relações entre 128 espécies de Lamiinae e cinco representantes de outras subfamílias de Cerambycidae. Análise de máxima verossimilhança realizada com a matriz combinada com os marcadores *cox1*–16S rRNA. Valores de Bootstrap são apresentados sobre os ramos. 48

Figura 9. Hipótese filogenética para as relações entre 111 espécies de Lamiinae e sete representantes de outras subfamílias de Cerambycidae. Análise de máxima verossimilhança realizada com a matriz combinada com os marcadores *Wg*–CPS–28S rRNA. Valores de Bootstrap são apresentados sobre os ramos. 40

Figura 10. Confrontamento das hipóteses filogenéticas resultantes da inferência Bayesiana (esquerda) e análise de máxima verossimilhança (direita) obtidas a partir da matriz reduzida (111 terminais) com evidência total de caracteres (*cox1*–16S rRNA–*Wg*–CPS–28S rRNA). Valores de Probabilidade Posterior e Bootstrap ≥ 50 são apresentados sobre os ramos. 50

Figura 11. Hipótese filogenética resultante da inferência Bayesiana obtida a partir da matriz completa (130 terminais) com evidência total de caracteres (*cox1*–16S rRNA–*Wg*–CPS–28S rRNA). Valores de Probabilidade Posterior ≥ 50 são apresentados junto aos nós. 51

Figura 12. Hipótese filogenética resultante da análise de máxima verossimilhança obtida a partir da matriz completa (130 terminais) com evidência total de caracteres (*cox1*–16S rRNA–*Wg*–CPS–28S rRNA). Valores de Bootstrap ≥ 50 são apresentados junto aos nós. 52

Figura 13. Hipótese sumarizada de relacionamento filogenético para as tribos de Lamiinae combinando os resultados obtidos das análises de máxima verossimilhança e inferência bayesiana com as matrizes de dados reduzida e completa. Cladograma construído sobre a topologia resultante da inferência bayesiana realizada com o conjunto de dados reduzidos (Figura 10, esquerda). 53

Linhas tracejadas indicam o posicionamento sugerido dos táxons adicionados à topologia com base nos resultados da matriz completa. Círculos brancos indicam Probabilidade Posterior ≥ 80 na árvore reduzida; círculos negros indicam os clados igualmente obtidos com Probabilidade Posterior ≥ 80 nas topologias resultantes das análises realizadas com a matriz reduzida e completa; e círculos cinza indicam Probabilidade Posterior ≥ 80 na árvore completa. Clados ressaltados indicam as tribos obtidas como linhagem monofiléticas, considerando as mudanças taxonômicas propostas neste estudo.

SUMÁRIO

| | |
|--|----|
| INTRODUÇÃO | 1 |
| OBJETIVOS | 4 |
| Objetivo geral | 4 |
| Objetivos específicos | 4 |
| MATERIAL E MÉTODOS | 4 |
| Amostragem | 4 |
| Identificação e exame morfológico do material | 9 |
| Métodos laboratoriais | 9 |
| Edição de dados e alinhamento das sequências | 11 |
| Alinhamento estrutural de 16S rRNA e 28S rRNA | 12 |
| Concatenação de dados e análises filogenéticas | 13 |
| RESULTADOS | 15 |
| Sequências e homologia | 15 |
| Congruência entre as partições | 17 |
| Análises filogenéticas: máxima evidência | 19 |
| DISCUSSÃO | 21 |
| Sistemática das tribos de Lamiinae | 22 |
| CONCLUSÕES | 34 |
| REFERÊNCIAS | 35 |

INTRODUÇÃO

Cerambycidae Latreille, 1802 é uma das famílias de coleópteros fitófagos mais diversas existentes, com estimativas que indicam cerca de 35.000 espécies válidas (Švácha & Lawrence, 2014). Nove subfamílias são atualmente reconhecidas em Cerambycidae, de acordo com Bouchard *et al.* (2011): Apatophyseinae Lacordaire, 1869, Dorcasominae Lacordaire, 1868, Necydalinae Latreille, 1825, Lepturinae Blanchard, 1845, Spondylidinae Audinet-Serville, 1832, Parandrinae Blanchard, 1845, Prioninae Blanchard, 1845, Cerambycinae Latreille, 1802 and Lamiinae Latreille, 1825. As quatro últimas subfamílias são responsáveis por aproximadamente 85% da riqueza total de espécies conhecidas para a família e as únicas com distribuição em todas as regiões biogeográficas.

As relações filogenéticas em Cerambycidae, principalmente aquelas relativas à categoria de tribo, têm sido pouco estudadas e praticamente todas as propostas de classificação existentes para os agrupamentos supragenéricos são resultado de estudos comparativos da morfologia externa de larvas e adultos (*e.g.*, Linsley, 1961; Danilevsky, 1979; Nakamura, 1981; Svacha *et al.*, 1997).

O primeiro estudo filogenético tratando das relações internas em Cerambycidae foi realizado por Napp (1994). Este trabalho, realizado com dados morfológicos de larvas e adultos, além de esclarecer questões importantes sobre o relacionamento das subfamílias de Cerambycidae (*i.e.*, composição e posicionamento taxonômico), é um dos principais estudos que define a monofilia de Cerambycidae, sendo composto por nove subfamílias. Na hipótese filogenética proposta por Napp (1994), Lamiinae e Cerambycinae apresentam-se como grupos-irmãos, representando as linhagens mais apicais da família.

Wang & Win (2002) realizaram um estudo filogenético utilizando caracteres de genitália masculina e feminina e apresentaram separadamente as hipóteses resultantes com cada um dos grupos de caracteres. Na hipótese da análise feita com genitália masculina, Lamiinae aparece como grupo-irmão de Lepturinae no clado mais apical da topologia; enquanto na hipótese baseada nos caracteres de genitália feminina, Cerambycinae aparece como grupo-irmão de Lamiinae. O último estudo filogenético em nível de subfamília foi realizado por Wei *et al.* (2014), utilizando caracteres moleculares (18SrRNA e 28S rRNA). Neste estudo, Lamiinae foi corroborada como uma linhagem monofilética, grupo-irmão do clado composto por representantes das subfamílias Cerambycinae, Lepturinae, Prioninae e Philinae.

Embora as subfamílias de Cerambycidae tenham sido relativamente bem-estudadas, o conhecimento filogenético das categorias supragenéricas internas às subfamílias é praticamente inexistente. A subfamília Lamiinae, que é o grupo de interesse deste estudo, é a subfamília mais diversa de Cerambycidae, possui cerca de 19.000 espécies e apresenta uma extraordinária variação na forma e nos padrões do tegumento. Essa subfamília tem sido corroborada como uma linhagem monofilética por diversos estudos (Napp, 1994; Svacha *et al.*, 1997; Wang & Win, 2002; Wei *et al.*, 2014) sendo sua monofilia suportada tanto por caracteres morfológicos de adultos (cabeça hipognata, palpos maxilares com palpos acuminados, assimetria da placa estridulatória e mesotíbia com sulco na face externa), quanto por caracteres morfológicos de larvas (pernas vestigiais, mandíbulas arredondadas e clipeo comprimido) (Švácha & Lawrence, 2014).

Para os Lamiinae, o número de agrupamentos de gêneros tem variado expressivamente ao longo da sua história de classificação dependendo do ponto de vista e avaliação de caracteres de cada autor. O número de agrupamentos variou de 94, como proposto por Lacordaire (1872), a 63, conforme a proposta de Breuning (1958-1969), e, atualmente, 78 tribos são reconhecidas em Lamiinae de acordo com Bouchard *et al.* (2011).

Histórico da classificação de tribos em Cerambycidae, com ênfase na subfamília Lamiinae

Desde a proposição das primeiras espécies de Cerambycidae por Linnaeus (1758), que descreveu 76 espécies em três gêneros (*Cerambyx*, 52 spp.; *Leptura*, 22 spp.; e *Necydalis*, duas spp.), diversos naturalistas começaram a elaborar esquemas de classificação para agrupamentos supragenéricos da família. Cerambycidae foi estabelecida por Latreille (1802) e, num trabalho posterior, Latreille (1829) propôs os primeiros quatro agrupamentos aos quais denominou *tribus* (posição equivalente às subfamílias na classificação atual): *Prioniens* (três gêneros), *Cerambycins* (18 gêneros), *Lamiaires* (três gêneros) e *Lepturètes* (sete gêneros).

As primeiras propostas de subdivisão dos grupos de gêneros definidos por Latreille (1829) surgiram dos trabalhos de Audinet-Serville (1832–1835), que indicou alguns caracteres que formariam o que hoje se conhece como tribos em Cerambycidae. No entanto, Audinet-Serville (1832–1835) não nominou seus agrupamentos. Blanchard (1845) foi o primeiro a dar nome aos agrupamentos supragenéricos inferiores à subfamília. Diversos outros autores trataram e discutiram a classificação dos agrupamentos supragenéricos de Cerambycidae ainda durante o

século XIX (*e.g.* LeConte, 1850–1852, 1873; Schjödte, 1864; Bates, 1861; Pascoe, 1864–1869; Thomson, 1860, 1864; Lacordaire, 1872). Entretanto, sem dúvida, foi a partir das obras de Thomson (1864) e Lacordaire (1869–1872) que a nomenclatura e a classificação das tribos de Cerambycidae começaram a ganhar estabilidade.

Mais do que fornecer uma lista de agrupamentos, Thomson (1864) e Lacordaire (1872) esforçaram-se em indicar caracteres que permitissem inferir o relacionamento filogenético entre as tribos, apresentando dois dos trabalhos mais robustos em termos de sistematização e padronização dos agrupamentos supragenéricos em Cerambycidae. No sistema de classificação de Thomson (1864), o autor reconheceu cinco subfamílias e 58 tribos. Lacordaire (1872) reconheceu apenas três subfamílias: CÉRAMBYCITES, LAMIITES E PRIONITES; incluindo as subfamílias LEPTURITAE e SPONDYLITAE propostas por Thomson (1864) como agrupamentos de nível inferior pertencentes à CÉRAMBYCITES e PRIONITES, respectivamente. Em Lamiinae, Lacordaire (*l.c.*) reconheceu o total de 94 agrupamentos, dos quais, cerca da metade (49) ainda são mantidos na classificação atual da subfamília.

A sistemática das tribos de Cerambycidae não tem passado por mudanças expressivas desde Lacordaire (1872) e cerca de 70% das tribos atualmente válidas para a família foram propostas até o século XIX. Nesse nível taxonômico, observa-se uma continuidade por parte dos pesquisadores do século XX, que seguiram propondo novas tribos e sistemas de classificação com base em taxonomia alfa (*e.g.*, Martins & Galileo, 1990; Galileo & Martins, 1995). Estudos filogenéticos na categoria taxonômica de tribo são praticamente inexistentes. Apenas cinco estudos foram realizados neste âmbito: Lingafelter (1998), Marques & Napp (2003), Monné & Napp (2005), Nearn & Branham (2008) e Feng *et al.* (2010)). Entretanto, esses estudos foram realizados em Cerambycinae e Prioninae e, especificamente em Lamiinae, não existem estudos que testem a monofilia das tribos.

Apesar de aparentemente bem-estabelecidas, as classificações supragenéricas de Cerambycidae fundadas puramente em taxonomia alfa frequentemente levam à formação de agrupamentos artificiais, uma vez que não consideram a história evolutiva dos táxons. Dessa forma, com a intenção de fornecer subsídios para produzir uma classificação supragenérica para Lamiinae onde os táxons possam ser compreendidos como reflexo da sua história evolutiva, são utilizados caracteres moleculares para realizar a primeira avaliação filogenética da subfamília Lamiinae.

OBJETIVOS

Objetivo geral

Fornecer subsídios para uma classificação supragenérica de Lamiinae de forma que os táxons possam ser compreendidos como reflexo da sua história evolutiva.

Objetivos específicos

- Testar a monofilia de Lamiinae utilizando caracteres moleculares;
- Testar a monofilia de algumas tribos de Lamiinae;
- Propor uma classificação das tribos de Lamiinae com base nas hipóteses filogenéticas resultantes.

MATERIAL E MÉTODOS

Amostragem

Neste estudo, foram amostradas 130 espécies de Cerambycidae, compreendendo 46 das 78 tribos atualmente válidas para Lamiinae (Bouchard *et al.*, 2011), e sete representantes das subfamílias Cerambycinae, Lepturinae, Parandrinae e Prioninae, que foram utilizadas como grupos-externos. A amostragem dos Lamiinae inclui representantes de todas as regiões biogeográficas.

O material utilizado para extração de DNA provém das seguintes instituições: Coleção Entomológica Pe. Jesus Santiago Moure do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná (DZUP); Coleção de Entomologia do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ); *Institut de Biologia Evolutiva*, Barcelona, Espanha (IBE); e *Institute of Entomology*, České Budějovice, República Tcheca (IECB). O material da UFPR inclui espécimes da Região Neotropical armazenado em álcool absoluto, álcool 70% e conservados em via seca. Para a Região Neotropical, também foi obtido material através de empréstimo de material em via seca do MNRJ. Uma quantidade significativa de material das regiões Neotropical, Holártica e Australiana foi disponibilizada pela coleção de tecidos do IBE. Adicionalmente, material proveniente de todas as regiões foi disponibilizado pelo Dr. Petr Švácha, que nos forneceu material da sua coleção particular. A lista completa dos táxons utilizados neste estudo, incluindo suas informações de procedência e instituição depositória é apresentada na tabela 1.

Tabela 1. Taxóns incluídos nas inferências filogenéticas das tribos de Lamiinae (parte 1 de 4).

| Taxonomia | | Instituição depositária | Código registro | Marcadores | | | | | Procedência |
|---|---------------|-------------------------|-----------------|------------|----------|----------|----|-----|--|
| Espécies | Tribo | | | 16S rRNA | cox1 | 28S rRNA | Wg | CPS | |
| Grupo- interno | | | | | | | | | |
| Acanthocinini sp. | Acanthocinini | IBE | 3838 | x | x | x | x | x | NICARÁGUA: León, La Paz Centro, Laguna de Motegalan |
| Acanthocinini sp. | Acanthocinini | IBE | 3826 | x | x | x | x | x | NICARÁGUA: Managua, Montelmar, Reserva Natura |
| Acanthocinini sp. | Acanthocinini | IBE | 3837 | x | x | | x | | NICARÁGUA: Esteli, R. Miraflores, Las Palmitas, |
| <i>Acanthocinus aedilis</i> (Linnaeus, 1758) | Acanthocinini | IBE | 3741 | x | x | x | x | x | REPÚBLICA TCHECA: České Budějovice |
| <i>Acanthocinus henschi</i> Reitter, 1900 | Acanthocinini | IBE | 3753 | x | x | x | x | x | ITÁLIA: Sicília, Monte Etna, Pineta di Linguaglossa |
| <i>Eutrypanus dorsalis</i> (Germar, 1824) | Acanthocinini | DZUP | 3884 | x | x | x | x | x | BRASIL: Paraná, Colombo |
| <i>Eutrypanus tessellatus</i> White, 1855 | Acanthocinini | DZUP | 3717 | x | x | x | x | x | BRASIL: Paraná, Curitiba |
| <i>Graphisurus despectus</i> (LeConte, 1850) | Acanthocinini | IBE | 3769 | x | x | x | x | x | CANADÁ: Ontario, Newboro |
| <i>Leiopus convexus</i> Melzer, 1935 | Acanthocinini | DZUP | 3718 | x | x | x | x | x | BRASIL: Paraná, Colombo |
| <i>Leiopus linnei</i> Wallin, Nýlander & Kvamme, 2009 | Acanthocinini | IBE | 3834 | x | x | x | x | x | ALEMANHA: Bayern München, Obermenting |
| <i>Leiopus nebulosus</i> (Linnaeus, 1758) | Acanthocinini | IBE | 3748 | x | x | x | x | x | REPÚBLICA TCHECA: České Budějovice |
| <i>Leptostylus neivai</i> Melzer, 1930 | Acanthocinini | DZUP | 3716 | x | x | | | x | BRASIL: Paraná, Colombo |
| <i>Nyssodrysternum fasciatum</i> Gilmour, 1960 | Acanthocinini | DZUP | 3861 | | x | | x | x | BRASIL: Paraná, Colombo |
| <i>Oedopeza umbrosa</i> (German, 1824) | Acanthocinini | DZUP | 3709 | x | x | x | x | x | BRASIL: Paraná, Colombo |
| <i>Ostedes inermis</i> Schwarzer, 1925 | Acanthocinini | IBE | 3771 | x | x | x | x | x | TAIWAN: Taipéi |
| <i>Stenellipsis</i> sp. | Acanthocinini | IBE | 3830 | x | x | x | x | x | NOVA CALEDÔNIA: Nord, Cascade de Tao |
| <i>Urgleptes querci</i> (Fitch, 1859) | Acanthocinini | IBE | 3747 | x | x | x | x | x | CANADÁ: Ontario, Newboro |
| <i>Urographis fasciatus</i> (Degeer, 1775) | Acanthocinini | IBE | 3841 | x | x | x | x | x | EUA: Georgia, Rabun, Clayton |
| <i>Acanthoderes</i> sp. | Acanthoderini | DZUP | 3712 | | x | x | x | x | BRASIL: Rio Grande do Sul, Parque Nacional Aparados da Serra |
| <i>Aegomorphus clavipes</i> (Schränk, 1781) | Acanthoderini | IBE | 3754 | x | x | x | | x | ESLOVÁQUIA: Kľačany |
| <i>Alphus tuberosus</i> (Germar, 1824) | Acanthoderini | DZUP | 3697 | | x | x | x | | BRASIL: Paraná, Colombo |
| <i>Hedypathes betulinus</i> (Klug, 1825) | Acanthoderini | DZUP | 3729 | x | x | x | x | | BRASIL: Paraná, Palmas |
| <i>Macropophora accentifer</i> (Olivier, 1795) | Acanthoderini | DZUP | 3711 | x | x | x | | x | BRASIL: Paraná, Nova Cantu |
| <i>Oreodera exigua</i> Monné & Fragoso 1988 | Acanthoderini | DZUP | 3850 | x | x | | x | | BRASIL: Minas Gerais, Serra do Caraça |
| <i>Psapharochrus jaspideus</i> (Germar, 1824) | Acanthoderini | DZUP | 3851 | x | x | x | x | x | BRASIL: Paraná, Curitiba |
| <i>Steirastoma marmorata</i> (Thunberg, 1822) | Acanthoderini | DZUP | 3728 | | x | | | | BRASIL: Paraná, Palmas |
| <i>Acrocera conjux</i> Thomson, 1858 | Acrocnerini | IBE | 3789 | x | | | | | CAMARÕES: Bamenda |
| <i>Acrocinus longimanus</i> (Linnaeus, 1758) | Acrocinini | - | GenBank | | AY248731 | | | | Zeh <i>et al.</i> (2003) |
| <i>Recchia hirticornis</i> (Klug, 1825) | Aerenicini | DZUP | 3689 | x | x | x | x | | BRASIL: Paraná, Castro |
| <i>Agapanthia</i> sp. | Agapanthiini | IBE | 3835 | x | x | x | x | x | ESPANHA: Aragón, Km 424 N II near Zaragoza |
| <i>Agapanthia villosa</i> (Degeer, 1775) | Agapanthiini | IBE | 3759 | x | x | x | x | x | REPÚBLICA TCHECA: Třeboň |

Tabela 1. Continuação (parte 2 de 4).

| Taxonomia | | Instituição depositária | Código registro | Marcadores | | | | | Procedência |
|---|----------------|-------------------------|-----------------|------------|----------|----------|----|-----|---|
| Espécies | Tribo | | | 16S rRNA | cox1 | 28S rRNA | Wg | CPS | |
| <i>Agapanthia violacea</i> (Fabricius, 1775) | Agapanthiini | IBE | 3739 | x | x | x | x | x | ESLOVÁQUIA: Štúrovo |
| <i>Agapanthiini</i> sp. | Agapanthiini | IBE | 3880 | x | x | x | x | x | ESPANHA: Albacete, Tobarra, Navajuelos |
| <i>Calamobius filum</i> (Rossi, 1790) | Agapanthiini | IBE | 3736 | x | x | x | x | x | ESPANHA: Madrid, Embalse de Valmayor |
| <i>Hippopsis</i> sp. | Agapanthiini | DZUP | 3685 | x | x | x | x | x | BRASIL: Paraná, Colombo |
| <i>Hippopsis</i> sp.2 | Agapanthiini | DZUP | 3865 | x | x | x | x | x | BRASIL: Pernambuco, Garanhuns |
| <i>Ancylonotus tribulus</i> (Fabricius, 1775) | Ancylonotini | IBE | 3788 | x | | | | | MADAGASCAR: Moramanga |
| <i>Bebelis acuta acuta</i> Pascoe, 1875 | Apomecynini | DZUP | 3701 | x | x | x | x | x | BRASIL: Santa Catarina, Chapecó |
| <i>Dorcasta</i> sp. | Apomecynini | IBE | 3829 | x | x | x | x | x | NICARÁGUA: Managua, Montelmar, Reserva Natura |
| <i>Rhopica</i> sp. | Apomecynini | IBE | 3757 | x | x | x | x | x | CHINA: Dàbié Shān |
| <i>Astathes</i> sp. | Astathini | IBE | 3734 | x | x | x | x | x | Procedência a ser verificada |
| <i>Bacchisa fortunei</i> (Thomson, 1857) | Astathini | IBE | 3750 | x | x | x | x | | JAPÃO: Tokushima, Tokushima |
| <i>Batocera horsfieldi</i> (Hope, 1839) | Batocerini | - | GenBank | KF737757 | KF737820 | KF142098 | | | Li <i>et al.</i> (2013); Wei <i>et al.</i> (2013) |
| <i>Batocera lineolata</i> | Batocerini | IBE | 3786 | x | x | x | x | x | CHINA: Guangxi, Jinxiu |
| <i>Callia xantomera</i> Redtenbacher, 1868 | Calliini | DZUP | 3680 | x | x | x | x | x | BRASIL: Paraná, Paranaguá, Ilha do Mel |
| <i>Ceroplesini</i> sp. | Ceroplesini | IBE | 3831 | x | x | x | x | x | BENIN: West Niger National Park |
| <i>Ceroplesis militaris</i> Gerstaecker, 1855 | Ceroplesini | IBE | 3793 | x | x | | | | ZÂMBIA: Sefula Forest |
| <i>Crossotus subocellatus</i> (Fairmaire, 1886) | Ceroplesini | IBE | 3755 | x | x | x | x | x | EGITO: Red Sea, Wadi Gemal Reserve |
| <i>Moechotypa formosana</i> (Pic, 1917) | Ceroplesini | IBE | 3768 | x | x | x | x | x | TAIWAN: Erjitan |
| <i>Ceroplesini</i> sp. | Ceroplesini? | IBE | 3738 | x | x | x | x | x | Procedência a ser verificada |
| <i>Colobotha leucophaea</i> Bates, 1865 | Colobothini | DZUP | 3702 | x | x | | | | MÉXICO: Jalisco, 14Km Sudoeste de Hostotipaquillo |
| <i>Colobotha seriatomaculata</i> Zajciw, 1962 | Colobothini | DZUP | 3867 | x | x | x | x | x | BRASIL: Paraná, Colombo |
| <i>Aerenea posticalis</i> Thomson, 1857 | Compsosomatini | DZUP | 3703 | x | x | | | | BRASIL: Paraná, Colombo |
| <i>Laraesima</i> sp. | Compsosomatini | DZUP | 3681 | x | | | | | BRASIL: Santa Catarina, Chapecó |
| <i>Aconopteroides laevipennis</i> (Blanchard, 1851) | Desmiphorini | IBE | JG42 | x | x | x | x | x | CHILE: Los Lagos, Termas de Porcelana |
| <i>Deroplia albida</i> (Brullé, 1839) | Desmiphorini | IBE | 3763 | x | x | x | x | x | ESPANHA: Canary Islands, La Gomera |
| <i>Desmiphora hirticollis</i> (Olivier, 1795) | Desmiphorini | IBE | 3827 | x | x | x | x | x | NICARÁGUA: León, Comarca La Fuente a Momotombo |
| <i>Desmiphora</i> sp. | Desmiphorini | IBE | 3828 | x | x | x | x | x | NICARÁGUA: Managua, Montelmar, Reserva Natura |
| <i>Desmiphorini</i> sp. | Desmiphorini | IBE | 3874 | x | x | x | x | x | NICARÁGUA: Rivas, Cerdenas |
| <i>Desmiphorini</i> sp. | Desmiphorini | IBE | 3876 | x | x | x | x | x | CHILE: Palena, Huinay |
| <i>Eupogonius hagmanni</i> Melzer, 1927 | Desmiphorini | DZUP | 3691 | x | x | x | x | | BRASIL: Paraná, Curitiba |
| <i>Malthonea tigrinata</i> Thomson, 1864 | Desmiphorini | DZUP | 3704 | x | x | x | x | x | BRASIL: Paraná, Curitiba |
| <i>Dorcadion fulvum</i> (Scopoli, 1763) | Dorcadionini | IBE | 3765 | x | x | x | x | x | ESLOVÁQUIA: Gbelce |
| <i>Dorcadion</i> sp. | Dorcadionini | IBE | 3832 | x | x | x | x | x | AZERBAIJÃO |

Tabela 1. Continuação (parte 3 de 4).

| Taxonomia | | Instituição depositária | Código registro | Marcadores | | | | | Procedência |
|---|-----------------|-------------------------|-----------------|------------|----------|----------|----|-----|--|
| Espécies | Tribo | | | 16S rRNA | cox1 | 28S rRNA | Wg | CPS | |
| <i>Iberodorcadion</i> (<i>Hispanodorcadion</i>) sp. | Dorcadionini | IBE | 3731 | x | x | | x | x | ESPANHA: Ávila, Sierra de Ávila |
| <i>Dorcaschema wildii</i> Uhler, 1855 | Dorcaschematini | - | GenBank | DQ417771 | | | | | Kelley <i>et al.</i> (2006) |
| <i>Olenecamptus clarus</i> Pascoe, 1859 | Dorcaschematini | - | GenBank | KF737758 | KF737821 | KF142096 | | | Li <i>et al.</i> (2013); Wei <i>et al.</i> (2013) |
| <i>Enicodes fichtelii</i> (Schreibers, 1802) | Enicodini | IBE | 3732 | x | x | x | x | x | NOVA CALEDÔNIA: Sud, Monts Koghis |
| <i>Lepturonota</i> sp. | Enicodini | IBE | 3833 | x | x | x | x | x | NOVA CALEDÔNIA: Sud, Plage da Roche Percée |
| <i>Falsambletis imbyara</i> Marinoni, 1978 | Forsteriini | DZUP | 3682 | x | x | x | x | x | BRASIL: Paraná, Colombo |
| <i>Gnoma</i> sp. | Gnomiini | IBE | 3775 | x | | | | | INDONÉSIA: West Papua |
| <i>Adesmus clathratus</i> (Gistel, 1848) | Hemilophini | DZUP | 3687 | x | x | | x | | BRASIL: Paraná, São José dos Pinhais, Estrada dos Castelhanos |
| <i>Apagomerella versicolor</i> (Boheman, 1859) | Hemilophini | DZUP | 3671 | x | x | | x | | BRASIL: Mato Grosso do Sul, Porto Murtinho |
| Hemilophini sp. | Hemilophini | IBE | 3878 | x | x | x | x | x | EQUADOR: Parque Nacional de Machalilla |
| <i>Lamia textor</i> (Linnaeus, 1758) | Lamiini | IBE | 3761 | x | x | x | x | x | ESLOVÁQUIA: Štúrovo |
| <i>Lamiomimus gottschei</i> Kolbe, 1886 | Lamiini | - | GenBank | HM034796 | KF737827 | HM046546 | | | Zhang & Ren (2010) ; Li <i>et al.</i> (2013); Zhang & Ren (2010) |
| <i>Mesosa curculionoides</i> (Linnaeus, 1761) | Mesosini | IBE | 3742 | x | x | x | x | x | ESLOVÁQUIA: Štúrovo |
| <i>Mesosa irrorata</i> Gressitt, 1939 | Mesosini | - | GenBank | KF737770 | KF737833 | KF142103 | | | Li <i>et al.</i> (2013); Wei <i>et al.</i> (2013) |
| <i>Moneilema gigas</i> LeConte, 1873 | Moneilemini | - | GenBank | | AF267465 | | | | Farrell (2001) |
| <i>Anoplophora malasiaca</i> (Thomson, 1865) | Monochamini | IBE | 3764 | x | x | x | x | x | JAPÃO: Mie, Kisosaki-chō |
| <i>Eupromus ruber</i> (Dalman, 1817) | Monochamini | - | GenBank | AB533619 | AB533650 | | | | Toki & Kubota (2009) |
| Monochamini sp. | Monochamini | IBE | 3882 | x | x | x | x | x | EUA: Pensilvania, Lords Valley |
| <i>Monochamus sutor</i> (Linnaeus, 1758) | Monochamini | IBE | 3762 | x | x | x | x | x | REPÚBLICA TCHECA: Šumava |
| <i>Neoptychodes trilineatus</i> (Linnaeus, 1771) | Monochamini | IBE | 3879 | x | x | x | x | x | NICARÁGUA: Rivas, Cerdenas |
| <i>Psacotheta hilaris</i> (Bates, 1872) | Monochamini | - | GenBank | AF332928 | | | | | Bae <i>et al.</i> (2001) |
| <i>Taeniotes monnei</i> Martins & Santos-Silva, 2012 | Monochamini | IBE | 3686 | x | x | x | x | x | BRASIL: Santa Catarina, Parque Nacional Aparados da Serra |
| <i>Lepromoris gibba</i> (Brullé, 1839) | Morimopsini | IBE | 3770 | x | x | x | x | | ESPANHA: Ilhas Canárias, Tenerife |
| <i>Nyctimenius ochraceovittatus</i> (Aurivillius, 1922) | Nyctimeniini | IBE | 3783 | x | x | | x | | FILIPINAS: Aurora, Sierra Madre |
| <i>Oberea oculata</i> (Linnaeus, 1758) | Obereini | IBE | 3752 | x | x | x | x | x | ESLOVÁQUIA: Staré Hory |
| <i>Oberea perspicillata</i> Haldeman, 1847 | Obereini | IBE | 3737 | x | x | x | x | x | EUA: North Carolina, Buncombe Co. |
| <i>Oberea</i> sp. | Obereini | IBE | 3744 | x | x | x | x | x | CHINA: Dàbié Shān |
| <i>Oncideres polychroma</i> Dillon & Dillon, 1946 | Onciderini | DZUP | 3684 | x | x | x | x | x | BRASIL: Rio Grande do Sul, Parque Nacional Aparados da Serra |
| Onciderini sp. | Onciderini | DZUP | 3845 | x | | | | | BRASIL: Paraná, Campina Grande do Sul |
| <i>Sulpitus lilla</i> Dillon & Dillon, 1945 | Onciderini | DZUP | 3873 | | x | x | x | x | BRASIL: Paraná, Colombo |
| <i>Onocephala obliquata</i> Lacordaire, 1872 | Onocephalini | DZUP | 3683 | x | x | | x | x | BRASIL: Paraná, Campina Grande do Sul |
| <i>Neohoplonotus spiniferus</i> (Blanchard, 1851) | Parmenini | IBE | JG48 | x | x | x | x | x | CHILE: Los Lagos, Termas de Porcelana |
| <i>Parmena novaki</i> Sama, 1997 | Parmenini | IBE | 3767 | x | x | x | | x | GRÉCIA: Galaxidi |

Tabela 1. Continuação (parte 4 de 4).

| Taxonomia | | Instituição depositária | Código registro | Marcadores | | | | | Procedência |
|--|----------------|-------------------------|-----------------|------------|----------|----------|----------|----------|---|
| Espécies | Tribo | | | 16S rRNA | cox1 | 28S rRNA | Wg | CPS | |
| <i>Tricondyloides</i> sp. | Parmenini | IBE | 3839 | x | x | x | x | x | NOVA CALEDÔNIA: Sud, Montes Koghis |
| <i>Petrognatha gigas</i> (Fabricius, 1793) | Petrognathini | IBE | 3777 | x | x | x | x | x | COSTA DO MARFIM: Comoé |
| <i>Phryneta leprosa</i> (Fabricius, 1793) | Phrynetini | IBE | 3787 | | x | | | | TOGO: Floresta do Dzindzi |
| <i>Mecas rotundicollis</i> Linsley & Chemsak, 1995 | Phytoeciini | IBE | 3824 | x | x | x | x | x | MÉXICO: Malinalco, San Andrés Nicolas Bravo |
| <i>Phytoecia nigricornis</i> (Fabricius, 1782) | Phytoeciini | IBE | 3740 | x | x | x | x | x | ESLOVÁQUIA: Štúrovo |
| <i>Phytoecia virgula</i> (Charpentier, 1825) | Phytoeciini | IBE | 3730 | x | x | x | x | x | ESPAÑA: Cuenca, Ciudad Encantada |
| <i>Exocentrus</i> sp. | Pogonocherini | IBE | 3822 | x | x | x | x | x | PORTUGAL: Serra Do Gerês, Portela do Homem |
| <i>Pogonocherus hispidus</i> (Linnaeus, 1758) | Pogonocherini | IBE | 3743 | x | x | x | x | x | ESLOVÁQUIA: Štúrovo |
| <i>Polyrhaphis grandini</i> Buquet, 1853 | Polyrhaphidini | DZUP | 3795 | x | x | x | x | | BRASIL: Paraná, Palmas |
| <i>Polyrhaphis kempfi</i> Lane, 1978 | Polyrhaphidini | MNRJ | 3724 | x | x | | x | x | BRASIL: Bahia, Taçu |
| <i>Polyrhaphis spinipennis</i> Castelnau, 1840 | Polyrhaphidini | DZUP | 3675 | x | x | x | x | x | BRASIL: Rio de Janeiro, Parque Nacional de Itatiaia |
| <i>Prosopocera</i> sp. | Prosopocerini | IBE | 3784 | x | | | | | TOGO: Agou |
| <i>Egesina bifasciana</i> (Matsushita, 1933) | Pteropliini | IBE | 3751 | x | x | x | x | x | JAPÃO: Tokushima, Kamojima-chō |
| <i>Pterolophia rigida</i> (Bates, 1873) | Pteropliini | - | GenBank | KF737773 | KF737836 | KF142092 | | | Li <i>et al.</i> (2013); Wei <i>et al.</i> (2013) |
| <i>Rhodopina subuniformis</i> Gressitt, 1951 | Rhodopinini | IBE | 3772 | x | x | x | x | x | TAIWAN: Mamei |
| <i>Glenea</i> sp. | Saperdini | - | GenBank | KF737774 | KF737837 | KF142083 | | | Li <i>et al.</i> (2013); Wei <i>et al.</i> (2013) |
| <i>Paraglenea fortunei</i> (Saunders, 1853) | Saperdini | IBE | 3746 | x | x | | x | x | CHINA: Dàbié Shān |
| <i>Saperda carcharias</i> (Linnaeus, 1758) | Saperdini | IBE | 3760 | x | x | | x | x | REPÚBLICA TCHECA: Lenora |
| <i>Saperda imitans</i> Felt & Joutel, 1904 | Saperdini | IBE | 3825 | x | x | x | x | x | EUA: South Dakota, Lake Vermillion |
| <i>Saperda scalaris</i> (Linné, 1758) | Saperdini | IBE | 3766 | x | x | x | x | x | REPÚBLICA TCHECA: České Budějovice |
| <i>Sternotomis bohemani</i> Chevrolat 1844 | Sternotomini | IBE | 3779 | x | x | | | | TANZÂNIA: Kombola |
| <i>Tetraopes tetrophtalmus</i> (Forster, 1771) | Tetraopini | IBE | 3733 | x | x | x | x | x | EUA: Pennsylvania, Adams Co., Gettysburg |
| <i>Tetrops</i> sp. | Tetropini | IBE | 3749 | x | x | x | x | x | ESLOVÁQUIA: Chl'aba |
| <i>Sulawesiella rafaellae</i> (Lansberge, 1885) | Tmesisternini | IBE | 3794 | x | | | | | INDONÉSIA: West Sulawesi, Mamasa |
| <i>Xenicotela pardalina</i> (Bates, 1884) | Xenicotelini | - | GenBank | AB533625 | AB533656 | | | | Toki & Kubota (2009) |
| <i>Xenofrea exotica</i> Galileo & Martins 1999 | Xenofreini | IECB | 3780 | x | x | | x | | Sem informação de procedência |
| Grupo-externo | | | | | | | | | |
| 3735 Cerambycinae sp. | CERAMBYCINAE | IBE | 3735 | x | x | x | x | x | MALÁSIA: Pahang, Tanah Rata |
| 3823 Cerambycinae sp. | CERAMBYCINAE | IBE | 3823 | x | x | x | x | x | EUA: Missouri, Barry, Roaring River State Park |
| 3875 Clytini sp. | CERAMBYCINAE | IBE | 3875 | x | x | x | x | x | ESPAÑA: Aragón, Huesca, Ainsa |
| <i>Leptura maculata</i> Poda, 1761 | LEPTURINAE | - | GenBank | | | KP419628 | KP813570 | KP813006 | McKenna <i>et al.</i> (2015) |
| 3843 Parandrinae sp. | PARANDRINAE | DZUP | 3843 | x | x | | x | x | BRASIL: Minas Gerais, Serra do Caraça |
| <i>Parandra</i> sp. | PARANDRINAE | - | GenBank | | | | KP813521 | KP812952 | McKenna <i>et al.</i> (2015) |
| <i>Titanus giganteus</i> (Linnaeus, 1771) | PRIONINAE | - | TG1 | x | x | x | x | x | Procedência a ser verificada |

Identificação e exame morfológico do material

A identificação do material da Região Neotropical foi realizada pelo Dr. Miguel Monné (MNRJ) e a identidade dos espécimes disponibilizados pelo Dr. Petr Švácha foi determinada pelo mesmo. A identificação em nível específico do material proveniente da coleção de tecidos do IBE foi realizada através de comparação dos espécimes com a espécie-tipo ou, na impossibilidade de acesso ao material-tipo, através de fotos obtidas em catálogos fotográficos de Cerambycidae disponíveis na internet, tais como “*A Photographic Catalog of the Cerambycidae of the World*”, (<https://apps2.cdfa.ca.gov/publicApps/plant/bycidDB/wdefault.asp>).

Para conduzir a discussão taxonômica das tribos às quais são propostas mudanças sistemáticas, foi realizado o exame morfológico de espécimes (incluindo as espécies-tipo das tribos) provenientes das seguintes instituições: Coleção Entomológica Pe. Jesus Santiago Moure do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná (DZUP), Curitiba, Brasil; *Musée Royal de l'Afrique Centrale* (MRAC), Tervuren, Bélgica; Museu Nacional do Rio de Janeiro, Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ), Rio de Janeiro, Brasil; National Museum of Natural History (USNM), Washington, D. C., Estados Unidos da América; e National Museum (Natural History), Praga, República Tcheca (NMPC).

Métodos laboratoriais

A parte experimental deste estudo foi realizada no *Herbivore Beetle Evolution*, Institut de Biologia Evolutiva, Barcelona, Espanha (IBE) durante o estágio-sanduíche no exterior (Programa Ciência Sem Fronteiras, CNPq), no período de agosto de 2015 a julho de 2016.

DNA genômico foi extraído através de um método não destrutivo utilizando DNeasy Blood & Tissue Kit (Qiagen Iberia, Madrid, Espanha), seguindo o protocolo do fabricante. Para realizar as extrações, os espécimes foram cuidadosamente dissecados e apenas uma parte do corpo do inseto (cabeça, perna, abdômen ou músculos torácicos) foi utilizada para o procedimento de extração. Após as extrações, cada espécime foi montado em alfinete entomológico, identificado e etiquetado com seu respectivo número de registro (*voucher*) e depositado nas instituições indicadas na tabela 1.

PCRs foram conduzidas utilizando o DNA genômico para obter sequências de dois marcadores mitocondriais, incluindo um fragmento de *cytochrome oxidase subunit 1* e 16S rRNA (rrnL); e três marcadores nucleares, selecionados de acordo com sua relevância em inferências

filogenéticas de Coleoptera, incluindo *wingless* (Wg), *carbamoyl-phosphate synthase* (CPS, domínio do locus CAD) e 28S rRNA (LSU). Amplificações foram realizadas em 25 µL de volume total contendo 2,5 µL de Buffer 10x, 1,5 µL de MgCl₂ 50mM, 0,5 µL de dNTPs 10mM, 0,5 µL de cada *primer* 10mM (1,0 µL, no caso da segunda amplificação de CPS), 0,1 µL de Taq DNA Polymerase, com o volume de água ddHOH sendo variável de acordo com o volume de DNA ou primers utilizado em cada reação. A lista de *primers* utilizados neste estudo é apresentada na tabela 2.

Tabela 2. *Primers* utilizados para amplificação dos marcadores utilizados neste estudo.

| Marcador | Primer | Sequência | Referência |
|----------|------------|-------------------------------------|---------------------------------|
| cox1 | Pat | TCCAATGCACTAATCTGCCATATTA | Simon <i>et al.</i> (1994) |
| | Jerry-m | CAACATYATTTTTGATTYTTYGG | - |
| | Chy | TWGTAGCCCAATTTCATTAYGT | Cieslak, unpubl. |
| | Tom | ACRTAATGAAARTGGGCTACWA | Cieslak, unpubl. |
| 16S rRNA | LR-J-12887 | CTCCGGTTTGAACCTCAGATCA | Simon <i>et al.</i> (1994) |
| | LR-N-13398 | CGCCTGTTTATCAAAAACAT | Simon <i>et al.</i> (1994) |
| 28S rRNA | F | AGCGGAGGAAAAGAACTA | Sonnenberg <i>et al.</i> , 2007 |
| | R | TACTAGAAGGTTTCGATTAGTC | Sonnenberg <i>et al.</i> , 2007 |
| CPS | CD439F | TTCAGTGTACARTTYCAYCCHGARCAAYAC | Wild & Maddison (2008) |
| | CD668R | ACGACTTCATAYTCNACYTCYTCCA | Wild & Maddison (2008) |
| | CD688R | TGTATACCTAGAGGATCDACRTTYTCCATRTTRCA | Wild & Maddison (2008) |
| | CD667F | GGATGGAAGGAAGTDGARTAYGARGT | Wild & Maddison (2008) |
| | CD851R | GGATCGAAGCCATTHACATTYTCRTCHACCAT | Wild & Maddison (2008) |
| | CD821F | AGCACGAAAATHGGNAGYTCNATGAARAG | Wild & Maddison (2008) |
| | CD1098R2 | GCTATGTTGTTNGGNAGYTGDCNCCCAT | Wild & Maddison (2008) |
| Wg | Wg550F | ATGCGTCAGGARTGYAARTGYCAYGGYATGTC | Wild & Maddison (2008) |
| | WgAbRZ | CACTTNACYTCRCARCACCARTG | Wild & Maddison (2008) |

Os marcadores mitocondriais (cox1 e 16rRNA) foram amplificados seguindo o seguinte protocolo: desnaturação inicial a 96° C por 3 min., 40 ciclos de desnaturação a 94° C por 30 seg., anelamento a 50° C por 30 seg. e extensão a 72° C por 1 min., com extensão final a 72° C por 12 min. As condições utilizadas para amplificar os genes nucleares variaram de acordo com os requerimentos de cada marcador. Todos os protocolos iniciaram com uma primeira desnaturação a 95° C por 3 min. e terminaram com uma extensão a 72° C por 10 min. Com relação às demais etapas dos ciclos de amplificação, Wg foi amplificado com desnaturação a 95° C por 30 seg.,

cinco ciclos com temperatura de anelamento decrescente de 55 a 50° C por 30 seg. e extensão a 72° C por 1 min. O marcador CPS foi obtido em duas etapas de amplificação, como sugerido por Wild & Maddison (2008), utilizando as seguintes condições: para a primeira amplificação, desnaturação a 95° C por 30 sec., ciclos *touchdown* de 65 a 50° C seguidos por 20 ciclos de 50° C por 45 seg. e extensão a 72° C por 2 min.; e, para a segunda amplificação, utilizamos cinco ciclos *touchdown* de 55 a 50° C seguidos por 30 ciclos de 50° C por 45 seg. e extensão a 72° C por 1 min. Para algumas amostras difíceis, utilizou-se 1,0 µL de cada primer na segunda etapa de amplificação desse marcador. Finalmente, 28S rRNA foi amplificado utilizando o seguinte protocolo *touchdown*: desnaturação a 95°C por 30 seg., 10 ciclos decrescentes de anelamento de 65 a 55°C seguidos por 30 ciclos de 55°C por 1 min., e extensão a 72°C por 1 min.

Os produtos de amplificação foram purificados por precipitação com isopropanol e sequenciados utilizando BigDye Terminator v3.1 (Applied Biosystems, Foster City CA, USA) no Department of Experimental and Health Sciences, Universidade Pompeu Fabra, em Barcelona. Em total, 530 novas sequências foram produzidas neste estudo, que deverão ser depositadas no GenBank junto com a futura publicação referente a este estudo.

Edição de dados e alinhamento das sequências

As sequências foram editadas no programa Geneious® 9.1.3 (Biomatters Ltd.). A edição das sequências incluiu codificação de posições heterozigotas nas sequências de acordo com o código de ambiguidade da IUPAC. Alinhamentos para as análises filogenéticas foram produzidos com as sequências produzidas neste estudo e, adicionalmente, 26 sequências foram obtidas no GenBank (Tabela 1). As sequências obtidas no GenBank foram editadas apenas para adequá-las ao comprimento dos alinhamentos, *i.e.*, completando os finais com Ns ou removendo as posições extras nos casos em que as sequências eram mais compridas que os fragmentos de interesse produzidos neste estudo.

Os genes codificadores de proteína (cox1, Wg e CPS) foram primeiramente alinhados como nucleotídeos em MAFFT versão 7.222 (Hato *et al.*, 2002), em Geneious® 9.1.3, utilizando o algoritmo G-INS-I (*Gap open penalty* = 1,53; *Offset value* = 0,123) e, em seguida, cada alinhamento foi traduzido em aminoácido para checar se havia algum problema de tradução ou presença de códons de parada nas sequências. Considerando a dificuldade para acessar homologia posicional devido às diferenças de comprimento observadas nos genes ribossomais (16S rRNA e

28S rRNA), o alinhamento desses genes foi manualmente produzido com base na estrutura secundária (Figuras 1 e 2). Neste alinhamento, as regiões de ambiguidade foram individualmente realinhadas em MAFFT, utilizando o algoritmo G-INS-I.

Alinhamento estrutural de 16S rRNA e 28S rRNA

Sequências de RNA ribossomais (rRNA) são caracterizadas pela alternância de regiões altamente conservadas com regiões hipervariáveis, nas quais um alto número de inserções e deleções são comumente observados. Devido às múltiplas substituições de nucleotídeos, o comprimento das sequências de rRNA pode ser bastante variável entre diferentes táxons, mesmo quando se trata de linhagens proximamente relacionadas (Ware *et al.*, 1983). Entretanto, tal variação não ocorre aleatoriamente ao longo das sequências, mas, sim, em determinadas regiões dos segmentos de expansão (ou domínios) da estrutura secundária (Clark *et al.*, 1984).

Considerando que homologias são a base para os estudos filogenéticos, as hipóteses filogenéticas baseadas em caracteres moleculares são criticamente dependentes do método escolhido para produzir o alinhamento das sequências. Num alinhamento múltiplo, as colunas da matriz constituem as posições alinhadas das sequências, nas quais, cada posição entre os diferentes táxons que compõem a matriz é assumida como um estado de caráter homólogo (Phillips, 2006). Entretanto, em alinhamentos de genes ribossomais, avaliar homologia posicional não é uma tarefa trivial devido às variações de comprimento das sequências, tornando contraditória a suposição de homologia baseada nas posições alinhadas na matriz. Além disso, alinhamentos de sequências de diferentes comprimentos necessitam assumir pressuposições sobre custos evolutivos para abertura de gaps no alinhamento que são indefiníveis quando são uniformemente aplicados ao longo de uma molécula inteira (Kjer, 1995), mesmo quando o alinhamento é produzido com ferramentas acuradas de múltiplo alinhamento e algoritmos que são capazes de predizer estrutura secundária, *e.g.*, MAFFT, algoritmo Q-INS-I (Katoh & Toh 2008).

Nesse sentido, muitos dos problemas relacionados ao alinhamento dos marcadores rRNA podem ser reduzidos com a utilização integral da estrutura secundária como método para acessar a homologia posicional entre as sequências no alinhamento múltiplo. A estrutura secundária é um importante componente de interação entre rRNA com proteínas e outras moléculas de rRNA. A utilidade dos genes ribossomais 16S rRNA e 28S rRNA em filogenia tem sido confirmada para

diversos grupos de insetos em diferentes níveis taxonômicos e muitos estudos têm demonstrado que a incorporação da informação da estrutura secundária para produzir o alinhamento tende a reduzir os problemas relacionados à variação de comprimento desses genes, incrementando o seu sinal em reconstruções filogenéticas (Gillespie *et al.*, 2004; Kjer, 2004; Letsch *et al.* (2010); Mengual *et al.*, 2015).

Neste estudo, são propostos modelos para a estrutura secundária para os marcadores 16S rRNA e 28S rRNA, construídos a partir das sequências de espécies de Cerambycidae (principalmente representantes de Lamiinae) incluídas neste estudo. O modelo da estrutura secundária de 16S rRNA (Figura 1) foi produzido a partir da comparação das sequências obtidas no laboratório com as sequências-fonte modelos previamente propostos para *Drosophila yakuba* Burla, 1954 (Diptera) (Gutell *et al.*, 1993) e para a aranha *Aptostichus atomarius* Simon, 1891 (Cyrtachaeniidae) (Smith & Bond, 2003). Para 28S rRNA, são propostos modelos da estrutura secundária para três dos 12 domínios reconhecidos por Hassouna *et al.* (1984) para esse gene (*i.e.*, segmentos de expansão D1, D2 e D3; Figura 2). Especificamente, o modelo para o segmento de expansão D1 foi construído a partir do proposto para *Vespa crabro* Linnaeus, 1758 (Hymenoptera) por Schmitz & Moritz (1994) e o modelo para os segmentos D2 e D3 foram produzidos com base no modelo proposto por Gillespie *et al.* (2004) para Chrysomelidae (Coleoptera). As notações utilizadas na figura 2 para denominar as regiões na estrutura secundária de 28S rRNA seguem a terminologia de Kjer (1995), considerando as modificações incorporadas por Gillespie (2004), que classificou as regiões de nucleotídeos não pareados em três categorias: região de alinhamento ambíguo (RAA); região de *slipped-strand compensation* (RSC); e região de expansão e contração (REC).

Concatenação de dados e análises filogenéticas

Para avaliar congruência entre os marcadores, utilizou-se o teste de *incongruence length difference* (ILD) (Farris *et al.*, 1994). Este método baseado em parcimônia compara as diferenças entre os comprimentos (número de passos) obtidos a partir de uma análise combinada de dois marcadores com a soma do número de passos obtidas a partir da análise de cada marcador separadamente. O teste ILD foi realizado em PAUP* 4.0 (partition homogeneity test; Swofford, 2002) e os valores de ILD foram estimados para combinações par-a-par de cada marcador. A busca heurística foi realizada excluindo-se os caracteres não informativos, utilizando o algoritmo

TBR com os seguintes parâmetros: *reconnection limit* = 8; 1000 replicações, com 10 *random additions* por réplica, salvando uma árvore a cada réplica.

As hipóteses de relações filogenéticas entre as tribos de Lamiinae foram construídas utilizando dois métodos probabilísticos de inferência filogenética: inferência bayesiana, interpretando valores de probabilidade posterior (PP) como suporte para os clados; e análise de máxima verossimilhança, utilizando valores de Bootstrap (BO) para suporte de ramos. As análises filogenéticas baseadas em inferência bayesiana foram conduzidas em MrBayes 3.2.2 (Ronquist *et al.*, 2012) através do servidor CIPRES (Miller *et al.*, 2010), utilizando o algoritmo MCMC (Metropolis-coupled Markov Chain Monte Carlo) e considerando 11 partições e os modelos de substituição identificados como ótimos para cada partição através do programa PartitionFinder v1.0.1 (Lanfear *et al.*, 2012) (Table 3). As análises foram realizadas em duas corridas simultâneas, cada uma com oito cadeias, para 50 milhões de gerações, salvando uma árvore a cada 1000 gerações. Tendo em conta que é virtualmente impossível explorar todo o espaço amostral, a congruência entre os resultados da inferência bayesiana foi inferida com base nos valores do desvio padrão de *split frequencies* e na estabilização do *log-likelihood of the cold chain* após a remoção de 25% das árvores iniciais obtidas nas análises.

As análises de máxima verossimilhança foram conduzidas em RAxML 7.2.6 (Stamatakis, 2006), utilizando os mesmos esquemas de partições mencionado anteriormente para a inferência bayesiana (Tabela 3), considerando modelos de substituição GTR para cada uma das partições. A árvore resultante da análise de máxima verossimilhança (*best tree*) foi obtida a partir de uma *bootstrapping analysis*, com base em 50 árvores de máxima verossimilhança sob distintas *starting trees*, enraizando o prioníneo *Titanus giganteus* como grupo-externo na análise, e os valores de Bootstrap foram calculados para a melhor árvore com base em 1000 replicações.

Adicionalmente, são apresentados também os resultados das análises de máxima verossimilhança realizadas para cada marcador separadamente e utilizando matrizes com diferentes combinações de dados, tais como: (1) *cox1*; (2) 16S rRNA; (3) Wg; (4) CPS; (5) 28S rRNA; (6) matriz concatenada contendo apenas os marcadores mitocondriais (*cox1* e 16S rRNA); e (7) matriz concatenada contendo apenas os marcadores nucleares (Wg, CPS e 28S rRNA). Essas análises também foram realizadas considerando os esquemas de partições da tabela 3.

Tabela 3. Esquema de partições e modelos de substituição selecionados para cada partição, de acordo com a análise realizada no programa PartitionFinder v1.0.1. As posições indicadas na tabela referem-se ao alinhamento concatenado com todos os marcadores disponíveis neste estudo.

| <i>Subset</i> | Partições | Modelo | Posições |
|---------------|---------------------------|---------------|-----------------|
| 1 | cox1, 1ª posição do códon | GTR+I+G | 1–798\3 |
| 2 | cox1, 2ª posição do códon | TVM+I+G | 2–798\3 |
| 3 | cox1, 3ª posição do códon | HKY+I+G | 3–798\3 |
| 4 | 16S rRNA | GTR+I+G | 799–1.340 |
| 5 | Wg, 1ª posição do códon | K80+I+G | 1.341–1.824\3 |
| 6 | Wg, 2ª posição do códon | SYM+I+G | 1.342–1.824\3 |
| 7 | Wg, 3ª posição do códon | GTR+I+G | 1.343–1.824\3 |
| 8 | CPS, 1ª posição do códon | SYM+I+G | 1.825–3.807\3 |
| 9 | CPS, 2ª posição do códon | GTR+I+G | 1.826–3.807\3 |
| 10 | CPS, 3ª posição do códon | TVM+I+G | 1.827–3.807\3 |
| 11 | 28S rRNA | GTR+I+G | 3.808–5.024 |

RESULTADOS

Sequências e homologia

As sequências foram obtidas com sucesso para a maioria dos táxons terminais. Entretanto, foram obtidas mais sequências para os marcadores mitocondriais do que para os nucleares, fato atribuído à qualidade e ao método de armazenamento do material disponível para extração de DNA, que incluía espécimes coletados e conservados em álcool 70% e material seco. Para os exemplares preservados a seco, a amplificação dos genes nucleares, principalmente CPS e 28S rRNA, não teve resultados adequados e não foi possível obter sequências que pudessem ser lidas para todos os espécimes. As sequências dos seguintes terminais foram obtidas a partir de material seco: *Ancylonotus tribulus*, *Ceroplesis militaris*, *Colobotheca leucophaea*, *Gnoma* sp., *Nyctimenius ochraceovittatus*, *Petrognatha gigas*, *Phryneta leprosa*, *Sulawesiella rafaelae*, *Sternotomis bohemani* e *Xenofrea* sp.; e os seguintes estavam conservados em álcool 70%: *Adesmus clathratus*, *Aerenea posticalis*, *Apagomerella versicolor*, *Falsambletis imbyara* e *Laraesima* sp.

Para esses táxons, enquanto foram obtidas sequências para os genes mitocondriais, os marcadores nucleares puderam ser amplificados apenas para *Adesmus clathratus*, *Apagomerella versicolor*, *Nyctimenius ochraceovittatus*, *Falsambletis imbyara*, *Petrognatha gigas* e *Xenofrea*

sp. No caso específico de CPS, em que a amplificação foi realizada a partir de três combinações de *primers* para obter a sequência completa, 90 sequências foram amplificadas e, destas, 20 amplificações falharam para pelo menos uma das três partes do fragmento.

Do total de sequências incluídas neste trabalho, 530 foram obtidas em laboratório e, para incrementar a representatividade das tribos nas análises, ou ainda para preencher dados na matriz para espécies para as quais não foram obtidas sequências de determinados marcadores, as sequências para os seguintes terminais foram obtidas no GenBank – entre parênteses os respectivos marcadores: *Acrocinus longimanus* (cox1), *Batocera horsfield* (cox1, 16S rRNA, 28S rRNA), *Eupromus ruber* (cox1, 16S rRNA), *Glenea* sp. (cox1, 16S rRNA, 28S rRNA), *Lamiomimus gottschei* (cox1, 16S rRNA, 28S rRNA), *Mesosa irrorata* (cox1, 16S rRNA, 28S rRNA), *Moneilema gigas* (cox1), *Olenecamptus clarus* (cox1, 16S rRNA, 28S rRNA), *Psacotha hilaris* (cox1, 16S rRNA), *Pterolophia rigida* (cox1, 16S rRNA, 28S rRNA), *Xenicotela pardalina* (cox1, 16S rRNA), *Dorcarchema wildii* (16S rRNA), *Leptura maculata* (Wg, CPS, 28S rRNA), *Parandra* sp. (Wg, CPS) (Tabela 1).

De maneira geral, as sequências obtidas no GenBank correspondem aos mesmos fragmentos produzidos neste estudo e puderam ser incluídas no alinhamento sem dificuldades. Diferenças de comprimento causadas por dados faltantes foram observadas apenas para as seguintes sequências: *Moneilema gigas* (cox1), que possuía 70 nucleotídeos a menos nas posições 548–617; *Parandra* sp. (CPS), que possuía 688 posições perdidas na extremidade 5'; *Batocera horsfield*, *Glenea* sp., *Mesosa irrorata*, *Olenecamptus clarus*, *Pterolophia rigida* (28S rRNA), cujas sequências representam apenas 825 posições do alinhamento (que correspondem às regiões D2 e D3 da estrutura secundária), e *Lamiomimus gottschei*, que possuía 434 posições a menos na extremidade 3', correspondendo às regiões D1 e D3 (parcialmente) da estrutura secundária.

O alinhamento total apresentado incluiu 130 terminais e 5.024 caracteres, dos quais 1.340 posições compreenderam caracteres dos marcadores mitocondriais (cox1 e 16S rRNA) e 3.684 correspondendo aos marcadores nucleares (Wg, CPS e 28S rRNA) (Tabela 4). Não foram observadas variações de comprimento entre as sequências de cox1 e nenhum *gap* foi necessário para produzir o alinhamento desse marcador. Diferenças de comprimento foram observadas em 18 sequências de Wg (caracterizadas pela inserção de seis posições em *Nyssodrysternum fasciatum*, e três posições não homólogas em *Leiopus nebulosus* e *Leiopus linnei*, pela deleção de três posições não homólogas em *Acanthoderes* sp., *Leiopus convexus* e *Nyctimenius*

ochraceovittatus, e três posições homólogas em *Taeniotes monnei*, *Neoptychodes trilineata*, *Iberodorcadion* sp., *Dorcadion* sp., *Monochamus sutor*, *Anoplophora malasiaca*, *Lamia textor*, *Dorcadion fulvum*, *Rhodopina subuniformes*, *Batocera lineolata*, *Petrognatha gigas* e *Monochamus* sp.) e 10 sequências de CPS (caracterizadas pela deleção de nove posições em *Agapanthia violacea*, três posições homólogas em *Monochamus sutor* e *Monochamus* sp., três posições homólogas em *L. nebulosus* e *L. linnei*, três posições homólogas nos representantes de Cerambycinae e seis posições homólogas em Parandrinae). Nos alinhamentos dos genes ribossomais 16S rRNA e 28S rRNA, as diferenças de comprimento mais significativas foram interpretadas como inserções ou deleções de caracteres autapomórficos, sendo observadas principalmente nas regiões de alinhamento ambíguo (RAA) e nas regiões de expansão e contração (REC) da estrutura secundária.

Tabela 4. Informação estatística da diversidade de caracteres das sequências de Cerambycidae amostradas neste estudo com base no alinhamento ótimo de cada marcador.

| Marcador | N | Comprimento | Comprimento alinhado | Variáveis | %AT |
|-----------------|-----|-------------|----------------------|-----------|-------|
| cox1 | 120 | 798 | 798 | 491 | 70,98 |
| 16S rRNA | 119 | 497-519 | 542 | 388 | 84,34 |
| Wg | 102 | 469-478 | 484 | 298 | 76,99 |
| CPS | 92 | 1974-1983 | 1983 | 1551 | 32,58 |
| 28S rRNA | 97 | 1020–1075 | 1217 | 628 | 44,95 |

Congruência entre as partições

Para avaliar quais partições deveriam ser combinadas na mesma matriz para conduzir as análises filogenéticas baseadas na evidência total, duas estratégias foram utilizadas para avaliar congruência entre as partições: (1) congruência topológica, *i.e.*, comparação entre os resultados da análise de máxima verossimilhança realizada para cada marcador separadamente (cox1, 16S rRNA, Wg, CPS, 28S rRNA); e (2) congruência baseada nos resultados fornecidos pelo teste ILD para as comparações par-a-par de cada marcador.

Os resultados estatísticos obtidos para cada uma das análises de máxima verossimilhança (valores de verossimilhança marginal: -lnL) são apresentados na tabela 6. De maneira geral, as árvores resultantes das análises individuais com cada marcador não apresentavam suporte estatístico suficiente para fazer inferências sobre o relacionamento entre as tribos em Lamiinae.

Com exceção dos marcadores CPS e 28S rRNA (Figura 6 e 7), nenhum outro marcador suportou a monofilia da subfamília Lamiinae e apenas algumas poucas tribos apresentaram-se monofiléticas. Nas análises com os marcadores *cox1* e 16S rRNA, apenas os táxons proximamente relacionados (*i.e.*, espécies do mesmo gênero ou gêneros morfológicamente próximos) resultaram em clados com valores de suporte acima de 75% (Figuras 3 e 4).

Por outro lado, resultados mais robustos foram obtidos nas análises realizadas com os marcadores nucleares separadamente (Figuras 5, 6 e 7), especialmente para CPS, em que os clados estão bem-suportados tanto para inferir a monofilia das tribos, quanto o relacionamento entre as tribos. Embora nas análises com os marcadores Wg e 28S rRNA não tenha havido suporte de ramo para inferir o relacionamento entre as tribos como com CPS, observa-se concordância entre as análises com os três marcadores nucleares com relação à resolução de diversos clados (*e.g.*, o clado que inclui *Onocephala obliquata*, *Sulpitus lilla* e *Oncideres polychroma*; o clado constituído pelas espécies paleárticas de Agapanthiini, *Calamobius filum*, *Agapanthia* sp., *A. violacea*, *A. villosoviridescens* e 3880_Agapanthiini sp.; o clado que inclui as espécies de *Phytoecia* e *Oberea*; e o clado composto por *Saperda charcarias*, *S. imitans* e *Paraglenea fortunei*).

Além de não haver resolução para a monofilia de Lamiinae nas análises com cada um dos marcadores individualmente, o desempenho da análise realizada com a matriz combinada dos marcadores mitocondriais também produziu resultados pouco informativos. Nessa análise, a monofilia de Lamiinae foi suportada com apenas 51% de Bootstrap e, assim como as árvores resultantes da análise individual de *cox1* e 16S rRNA, a maioria dos nós basais permaneceram sem resolução. Por outro lado, observa-se incremento do sinal filogenético e dos valores de suporte quando os marcadores nucleares são analisados em conjunto. Na topologia resultante da análise combinada dos marcadores nucleares, a monofilia de Lamiinae foi corroborada com 98% de suporte e um grande número de clados confirmou as hipóteses de relacionamento entre as tribos, tais como o clado que inclui as espécies de Saperdini, Obereini e Phytoeciini e o clado composto pelos representantes de Monochamini, Lamiine e Dorcadionini.

Para inferir congruência entre os marcadores com base nos resultados do teste ILD, foi realizado o teste com as combinações par-a-par com matrizes contendo todos os terminais disponíveis para os marcadores. Nessas análises, apenas as combinações Wg–CPS e Wg–28S

rRNA não produziram resultados estatisticamente significativos ($p > 0,05$), indicando incongruência entre os marcadores (Tabela 5).

Tabela 5. Resultados do teste de congruência (*incongruence length difference*, ILD) realizados entre os marcadores COI, 16S rRNA, Wg, CPS e 28S rRNA. Valores de p inferiores a 0,05 são assumidos como rejeição da hipótese de congruência entre os marcadores.

| | cox1 | 16S rRNA | Wg | CPS | 28S rRNA |
|----------|------|----------|-------|-------|----------|
| cox1 | -- | 0,665 | 0,186 | 0,076 | 0,353 |
| 16S rRNA | | -- | 0,607 | 0,376 | 0,992 |
| Wg | | | -- | 0,001 | 0,001 |
| CPS | | | | -- | 0,869 |
| 28S rRNA | | | | | -- |

Análises filogenéticas: máxima evidência

Uma vez assumida congruência entre os marcadores, os alinhamentos de cox1, 16S rRNA, Wg, CPS e 28S rRNA foram concatenados para produzir as duas matrizes que foram utilizadas para as análises filogenéticas finais deste estudo: (1) uma matriz completa, composta por 5.024 posições e 130 terminais, incluindo todos os táxons disponíveis para o estudo; e (2) uma matriz reduzida, composta por 5.024 posições e 111 terminais, na qual foram removidos os táxons com caracteres representados apenas para os marcadores mitocondriais. Os valores de verossimilhança marginal ($-\ln L$) resultantes da análise de máxima verossimilhança e os valores estimados de verossimilhança marginal e desvio padrão de *split frequencies* resultantes da inferência bayesiana realizada com o conjunto de dados concatenados (matriz completa e reduzida) são apresentados nas tabelas 6 e 7, respectivamente. Para conduzir a discussão da sistemática das tribos de Lamiinae, foram utilizadas as árvores resultantes das análises de máxima verossimilhança e inferência bayesiana realizadas com essas duas matrizes.

De maneira geral, as análises realizadas com as matrizes concatenadas produziram resultados mais informativos que os resultados das análises conduzidas com os marcadores individualmente ou parcialmente combinados. Árvores com maior resolução filogenética foram obtidas a partir das análises concatenadas, especialmente aquela com base na matriz reduzida, que forneceu clados bem-suportados tanto para discutir os limites sistemáticos de diversas tribos (*e.g.*, Agapanthiini e Monochamini), como para inferir o relacionamento filogenético entre os

grupos de tribos, tais como: Hemilophini e Aerenicini (clado C); Lamiini, Monochamini, Dorcadionini e Gnomiini (clado D); Saperdini, Phytoeciini e Obereini (clado E); e Polyrrhaphidini, Acanthoderini, Acanthocinini, Acrocini, Colobothini, Moneilemini e Xenofreini (clado K).

Tabela 6. Valores de verossimilhança marginal (-lnL) obtidos para as análises de máxima verossimilhança realizadas para cada conjunto de dados utilizados neste estudo (marcadores individuais e matrizes concatenadas).

| Matriz de caracteres | Verossimilhança marginal (-lnL) |
|--|---------------------------------|
| cox1 | -32490,282122 |
| 16S rRNA | -18067,075174 |
| Wg | -14224,795812 |
| CPS | -55868,149018 |
| 28S rRNA | -14737,812542 |
| cox1–16S rRNA | -51498,720103 |
| Wg–CPS–28S rRNA | -86333,737830 |
| cox1–16S rRNA–Wg–CPS–28S rRNA (completa) | -139078,294651 |
| cox1–16S rRNA–Wg–CPS–28S rRNA (reduzida) | -134145,887343 |

Poucas diferenças foram observadas entre as árvores resultantes das análises de máxima verossimilhança e inferência bayesiana realizadas com a matriz reduzida. De maneira geral, observa-se congruência topológica entre os clados obtidos com os dois métodos; embora o posicionamento de alguns táxons tenha resultado conflitante entre as duas topologias (*e.g.*, *Falsambletis imbyara*, *Ostedes inermis* e *Alphus tuberosus*) (Figura 10). Entretanto, valores de suporte para os clados foram substancialmente mais altos na árvore resultante da inferência bayesiana, na qual diversos clados basais e intermediários obtiveram valores de suporte superiores a 80%, sustentando hipóteses de relacionamento intertribais; enquanto na topologia resultante da análise de máxima verossimilhança, valores de bootstrap acima de 80% foram obtidos basicamente para clados mais apicais, permitindo-nos apenas inferir sobre a monofilia das tribos.

Com relação às árvores resultantes das análises com a matriz completa, a maioria dos nós basais e intermediários não apresentou suporte de ramos e diversos nós da topologia da árvore obtida com a matriz reduzida, com suporte estatístico (PP e BO) entre 50 e 80, foram colapsados (Figuras 11 e 12). Entretanto, embora as topologias resultantes da matriz completa tenham

perdido resolução nos clados basais, a maioria dos clados apicais que foram obtidos nas árvores resultantes da matriz reduzida (clados que suportam a monofilia das tribos) apareceram nas topologias resultantes das análises realizadas com a matriz completa.

Apesar da perda de resolução das árvores resultantes das análises realizadas com a matriz completa, as topologias resultantes dessas análises fornecem-nos informação importante para inferir o posicionamento de diversos táxons que não estão presentes na matriz reduzida, tais como *Acrocinus longimanus*, *Colobothea leucophaea*, *Gnoma* sp., *Moneilema gigas* e *Xenofrea* sp., que são clados congruentes em todas as topologias em questão.

Tabela 7. Valores estimados de verossimilhança marginal e desvio padrão de *split frequencies* resultantes da inferência bayesiana realizada com o conjunto de dados concatenados utilizados neste estudo (matrizes completa e reduzida).

| Matriz de caracteres | verossimilhança marginal | | desvio padrão <i>split frequencies</i> | |
|--|--------------------------|-----------------|--|----------|
| | média aritmética | média harmônica | média | máxima |
| cox1–16S rRNA–Wg–CPS–28S rRNA (completa) | -135122,90 | -135247,07 | 0,060704 | 0,414486 |
| cox1–16S rRNA–Wg–CPS–28S rRNA (reduzida) | -129887,55 | -129978,48 | 0,027233 | 0,251120 |

DISCUSSÃO

Este é o primeiro estudo filogenético realizado em Lamiinae que trata da classificação supragenérica em nível de tribos. Embora não tenha sido possível incluir na análise todas as tribos que atualmente compõem Lamiinae, os resultados alcançados permitiram fazer inferências de relacionamento intertribal e definir os limites taxonômicos de diversas tribos (*e.g.*, Acanthoderini, Agapanthiini, Hemilophini, Monochamini, Onciderini e Saperdini). Além disso, este estudo fornece evidências importantes para o reconhecimento de problemas taxonômicos, principalmente erros de classificação de espécies locadas em tribos às quais não são filogeneticamente relacionadas.

De maneira geral, os resultados apresentam conformidade com a história da classificação para a maioria dos clados obtidos nas árvores resultantes das análises combinada com todos os marcadores, especialmente para as árvores resultantes do conjunto de dados reduzidos. Observa-se também coerência entre os clados resolvidos nessas árvores e a informação morfológica dos

táxons que os constituem, permitindo o reconhecimento de características que suportam a monofilia de diversas linhagens (*e.g.*, clados A e G, e clado C), bem como o relacionamento entre grupos de tribos (*e.g.*, clado D).

Com base nos resultados obtidos, apresenta-se a seguir a discussão taxonômica das tribos de Lamiinae. Para conduzir a discussão, a busca de coerência entre a informação filogenética produzida neste estudo e os componentes histórico e morfológico foi utilizada como principal critério para inferir a sistemática das tribos e ancorar as decisões taxonômicas propostas neste estudo.

Sistemática das tribos de Lamiinae

Considerando as diferenças encontradas entre os resultados dependendo do conjunto de dados analisado, a discussão taxonômica das tribos de Lamiinae é conduzida principalmente com base nas hipóteses resultantes das análises realizadas com evidência total de caracteres, *i.e.*, matriz reduzida e completa (Figuras 10 e 11). A discussão segue a ordem dos clados (A a K) assinalados na figura 10. Uma hipótese filogenética sumarizada para o relacionamento das tribos de Lamiinae representadas neste estudo, produzida a partir da congruência de suportes observados nas árvores das figuras 10 e 11 é apresentada na figura 13.

O **clado A** obteve máximo valor de suporte em todas as hipóteses produzidas neste estudo (incluindo as hipóteses resultantes das análises realizadas com os genes separadamente), sendo composto pelos representantes de Agapanthiini Mulsant, 1839 da Região Paleártica. Entretanto, a monofilia de Agapanthiini não foi corroborada devido ao posicionamento disjunto da linhagem neotropical, representada por duas espécies de *Hippopsis* (clado G).

Agapanthiini atualmente engloba 704 espécies, distribuídas em todas as regiões biogeográficas. Mulsant (1839) propôs os AGAPANTHAIRES para agrupar sete espécies europeias atualmente classificadas em *Agapanthia* e *Callamobius*, definindo a tribo pelos seguintes caracteres: antenas com 12 artículos, élitros sempre completos, oblongos ou lineares. Thomson (1860) classificou o gênero *Agapanthia* junto aos Saperdini e propôs um novo agrupamento (HIPPOPSITAE: divisão dos HIPPOPSITAE VERAEE) para os Lamiinae com corpo alongado, cabeça retraída para baixo, protórax cilíndrico e inerme e tarsômero V alongado. Nessa divisão, Thomson (1860; 1864) alocou a maioria dos gêneros que atualmente compõem os Agapanthiini, entre eles, *Hippopsis* (gênero-tipo de Hippopsini).

Pascoe (1866) e Lacordaire (1872) redescreveram Hippopsini Thomson, 1860 e a consideraram como uma linhagem diferente dos Agapanthiini de Mulsant (1839); sendo esta definida apenas para os gêneros paleárticos com antenas 12-articuladas, enquanto os Hippopsini estariam distribuídos em todas as demais regiões e quase um século depois, Breuning (1962) sinonimizou Hippopsini com Agapanthiini. Entretanto, sua proposta de sinonímia não foi aceita por diversos autores (*e.g.*, Galileo & Martins, 2007; Linsley & Chemsak, 1984), que preferiram seguir tratando distintamente essas duas tribos, tal como nas classificações de Pascoe (1866) e Lacordaire (1872).

A exclusão das duas espécies de *Hippopsis* de Agapanthiini foi fortemente corroborada nas análises. Por considerar que há concordância entre a história sistemática e a morfologia do grupo com os resultados obtidos neste estudo, propõe-se a revalidação da tribo Hippopsini Thomson, 1860. Como critério para decidir que linhagens devem ser transferidas de Agapanthiini para Hippopsini, utilizam-se as características diagnósticas de Hippopsini mencionadas por Linsley & Chemsak (1984), que caracterizaram a tribo pelo corpo delgado e alongado, fronte fortemente oblíqua e vértice protruso e antenas 11-articuladas, diferindo-a dos Agapanthiini de Mulsant (1839) pela fronte discretamente vertical, tubérculos antenais divergentes, antenas 12-articuladas, cavidade coxal anterior externamente angulada e mateposterno largo.

O **clado B** é composto por três linhagens: a primeira linhagem inclui representantes de Onciderini Thomson, 1860 e Onocephalini Thomson, 1860; a segunda inclui os representantes neotropicais de Apomecynini Thomson, 1860 (*Bebelis acuta acuta* e *Dorcasta* sp.); e a terceira é composta por duas espécies chilenas classificadas em Desmiphorini Thomson, 1860. Nesse clado, a monofilia de Onciderini não foi corroborada devido à inclusão de *Onocephala obliquata* (Onocephalini) no clado, que resultou como grupo-irmão de *Sulpitus lilla*.

Onocephalini é uma pequena tribo com 19 espécies em três gêneros: *Onocephala* Sturm, 1843, *Pseudoperma* Dillon & Dillon, 1946 e *Stethoperma* Lameere, 1884. Os representantes dessa tribo compõem um grupo bastante conciso morfologicamente, caracterizado por Thomson (1860) pela cabeça retraída, fronte alongada e pelas antenas com cerdas na face ventral. Por outro lado, Onciderini é uma tribo extremamente diversa, tanto em número de espécies (a tribo inclui 505 espécies em 80 gêneros), quanto na variação morfológica encontrada entre os seus representantes. Thomson (1860) reconheceu duas divisões quando propôs o grupo ONCIDERITÆ: HYSIOMITÆ e ONCIDERITÆ VERÆ, diferindo-os principalmente pela forma dos olhos e pela

carena longitudinal frontal (saparadas na divisão dos ONCIDERITÆ VERÆ). Neste estudo, as divisões de Thomson (1860), HYPSIOMITÆ e ONCIDERITÆ VERÆ foram representadas, respectivamente, pelas espécies *Sulpitus lilla* e *Oncideres polychroma*.

A principal característica em comum entre Onocephalini e Onciderini é a forma da garra tarsal: presença de garras tarsais divergentes. Esta característica, embora não possa ser reconhecida como uma sinapomorfia para o clado Onocephalini–Onciderini (pois também é observada em outras tribos, *e.g.*, Apomecynini), aliada à semelhança morfológica encontrada entre os representantes de Onocephalini e alguns gêneros de Onciderini (*e.g.*, *Cicatrodea* Dillon & Dillon, 1946, *Ischiocentra* Thomson, 1861, *Ischiosioma* Martins & Galileo, 1990 e *Jamesia* Jekel, 1861), pode ser considerada como a característica-chave para justificar a sinonímia entre essas duas tribos proposta neste estudo.

Como grupo-irmão de Onciderini no clado B, aparecem duas linhagens: uma composta por representantes de Apomecynini e outra por representantes de Desmiphorini. A monofilia dessas tribos não foi corroborada nas análises. Apomecynini apresenta-se parafilética resultando em dois cladogramas: o primeiro, composto pelas espécies neotropicais; e o segundo, representado por uma espécie de *Ropica* da China mais os representantes de Pteropliini e Mesosini (clado H). Assim como Apomecynini, a tribo Desmiphorini mostrou-se parafilética, com táxons amplamente distribuídos em diversas posições ao longo da topologia.

Apomecynini (1.770 spp.) e Desmiphorini (1.515 spp.) são tribos extremamente numerosas, com distribuição em todas as regiões biogeográficas. Essas são, provavelmente, as tribos de Lamiinae com maior número de problemas taxonômicos e com mais casos de erros de classificação de espécies. Por considerar que as espécies Apomecynini e Desmiphorini incluídas neste estudo não representam satisfatoriamente a diversidade morfológica e de distribuição dos táxons que as compõem, a discussão para essas tribos restringe-se apenas ao seu reconhecimento como grupos artificiais, salientando a necessidade de estudos com mais representantes para definir os limites taxonômicos e reconhecer caracteres morfológicos menos abrangentes que possam ser úteis para a classificação da tribo.

No **clado C**, foram incluídos todos os representantes de Hemilophini Thomson, 1868 e Aerenicini Lacordaire, 1872, mais *Mecas rotundicollis* (espécie classificada em Phytoeciini). Hemilophini (553 spp.) e Aerenicini (140 spp.) têm distribuição restrita à Região Neotropical e, morfológicamente, podem ser reconhecidas pelas garras tarsais bífidas. Hemilophini foi

primeiramente proposta por Thomson (1860) como AMPHIONYCHITÆ VERÆ para gêneros caracterizados pelas garras tarsais bidentadas. Para diferenciar os gêneros que possuíam as garras tarsais bífidas dos demais gêneros classificados em AMPHIONYCHITÆ que possuíam garras tarsais apendiculadas, Thomson (1868) propôs o grupo HEMILOPHITÆ. Embora o nome AMPHIONYCHITÆ seja mais antigo, por questões nomenclaturais explanadas em Bousquet *et al.* (2009), o nome considerado válido para essa tribo é Hemilophini (Bouchard *et al.*, 2011). Por sua vez, Lacordaire (1872) propôs o grupo ÆRÉNICIDES para rotular um grupo de gêneros de Hemilophini de Thomson (1868) caracterizados pela ausência de carenas laterais nos élitros.

Nas presentes análises, todos os representantes de Hemilophini e Aerenicini resultaram juntos num clado bem-suportado (Figuras 10 e 11). Entretanto, a validade dessas tribos como linhagens monofiléticas não foi corroborada devido ao posicionamento disjunto dos representantes de Hemilophini e à inclusão de *Mecas rotundicollis* no clado. Frente a esses resultados, considera-se que a ausência da carena lateral nos élitros mencionada por Lacordaire (1872) é uma característica insuficiente para justificar a separação entre as tribos Hemilophini e Aerenicini e, portanto, a sinonímia dessas duas tribos é proposta.

Além da proposta de sinonímia, para direcionar a monofilia de Hemilophini (que continua sendo parafilético pela inclusão de *Mecas rotundicollis* no clado), propõe-se também a transferência de *Mecas* LeConte, 1852 (15 spp.) para Hemilophini. O gênero *Mecas* foi proposto por LeConte (1852) para alocar espécies americanas primariamente descritas em *Saperda*. Esse gênero tem sido historicamente relacionado com os Saperdini (*e.g.*, Breuning, 1955) e Phytoeciini (*e.g.*, Linsley & Chemsak, 1972) devido ao aspecto geral dos seus representantes e, principalmente, pela forma das garras tarsais. Entretanto, considera-se que a forma da garra tarsal tem sido utilizada de maneira equívoca para situar *Mecas* na tribo Phytoeciini. Enquanto os representantes da linhagem Phytoeciini são caracterizados pelas garras tarsais apendiculadas, as espécies de *Mecas* caracterizam-se pelas garras tarsais bífidas, evidência que, aliada aos resultados encontrados neste estudo, nos leva a acreditar que seu correto posicionamento é em Hemilophini.

O **Clado D**, embora tenha recebido suporte apenas na árvore resultante da inferência bayesiana com a matriz reduzida (PP = 71), inclui os táxons que se relacionam pelos seguintes caracteres: bases antenais distantes, escapo cilíndrico, fronte côncava e protórax usualmente com espinho lateral. Nesse clado, foram incluídos todos os representantes de Petrognathini Blanchard,

1845, Batocerini Thomson, 1864, Monochamini Gistel, 1848, Lamiini Latreille, 1825, Dorcadionini Swainson, 1840 e, adicionalmente, Gnomiini Thomson, 1860 é incluída como parte desse clado, considerando o seu posicionamento junto com Monochamini, Lamiini e Dorcadionini nas análises realizadas com a matriz completa (Figuras 11 e 12).

Duas principais linhagens podem ser reconhecidas no clado D: a primeira incluindo os representantes de Prtrogathiini e Batocerini; e a segunda incluindo as tribos Dorcadionini, Lamiini, Monochamini e Gnomiini. Nessa última Monochamini não foi corroborada como grupo natural sendo que a linhagem neotropical de Monochamini (representada por *Neoptychodes trilineatus* (Linnaeus, 1771) e *Taeniotes monnei* Martins & Santos-Silva, 2012) resultou como grupo-irmão do clado que inclui os demais representantes de Monochamini, mais as linhagens de Dorcadionini, Gnomiini e Lamiini. Esse clado apresenta plena concordância entre os dados de morfologia e a informação molecular, em que tribos compostas por espécies morfologicamente muito similares resultaram em clados monofiléticos (*e.g.*, Dorcadionini e Lamiini), enquanto Monochamini, que apresenta maior diversidade morfológica entre os seus representantes, resultou polifilética.

O posicionamento de *Neoptychodes* e *Taeniotes* fornece-nos um forte indício de que a linhagem neotropical dos Monochamini pode ser tratada como uma tribo independente, sugerindo que a divisão dos TÆNIOTITÆ proposta por Thomson (1864) seja revalidada como tribo para alocar as linhagens neotropicais de Monochamini. Entretanto, ainda que Taeniotini seja considerada como tribo independente, a monofilia de Monochamini não pode ser corroborada, sendo composta por duas linhagens: uma mais basal, representada por *Anoplophora malasiaca*; e outra composta pelos representantes de *Monochamus*. Contudo, considera-se que a amostragem de Monochamini incluída neste estudo é insuficiente para inferir os limites sistemáticos dos Monochamini não neotropicais.

A delimitação de Monochamini como tribo tem sido motivo de discussão desde sua proposição por Gistel (1848). Ao longo da história da classificação, as espécies que hoje compreendem a tribo Monochamini têm sido indistintamente assignadas por diferentes autores em diferentes tribos, tais como Agniini (=Lamiini), Dorcaschematini, Gnomiini e, principalmente, Lamiini. Para as linhagens que atualmente compõem as tribos Gnomiini, Lamiini e Monochamini, uma das classificações que mais apresentou subdivisões foi proposta por Thomson (1860; 1864), que classificou suas espécies em seis divisões no grupo BATOCERITÆ:

AGNIITÆ, BATOCERITÆ VERÆ (que incluía *Anoplophora*), GNOMITÆ, MONOCHAMITÆ, MORIMOTITÆ e TAENIOTITÆ. Entretanto, sua classificação não foi seguida por autores posteriores, que julgaram inconsistentes os caracteres utilizados para separação dos grupos. Pascoe (1966), por exemplo, mencionou que as tribos Lamiini, Monochamini e Gnomiini não apresentam caracteres suficientes que sustentem sua separação e agrupou seus representantes numa única tribo: Lamiini.

Breuning (1961) revisou o complexo Lamiini e, embora tenha falhado na nomenclatura ao utilizar erroneamente o nome Agniini para referir-se aos Lamiini (por prioridade de nomenclatura, o correto para essa tribo seria Lamiini), o autor tratou Lamiini de maneira mais abrangente, incluindo Agniini, Monochamini e Lamiini como sinônimos. Entretanto, a proposta de Breuning (1961) também não foi aceita por autores conseguintes e os nomes Monochamini e Lamiini continuaram a ser distintamente utilizados para assignar o posicionamento taxonômico das espécies que as compõem. Ao longo da história da classificação, observa-se que não há critério efetivo para justificar o posicionamento das espécies numa tribo ou n'outra, sendo esse estabelecido com base na distribuição das espécies ou, simplesmente, por conveniência de cada autor (*e.g.*, Dillo & Dillon, 1941; Linsley & Chemsak, 1984).

Bouchard *et al.* (2011) considerou Agniini como sinônimo de Monochamini e, apenas a partir desse trabalho, os catálogos recentes reconhecem Monochamini e Lamiini como tribos distintas (*e.g.*, Monné, 2016). Entretanto, o limite taxonômico entre essas duas tribos ainda é um tema que permanece sem resolução. Com base nos resultados deste estudo, propõe-se a revalidação de Taeniotini para os gêneros neotropicais e evidencia-se a necessidade de um estudo morfológico detalhado envolvendo essas linhagens para definir os limites taxonômicos entre Monochamini e as demais tribos que compõem esse clado e, tendo em conta que Monochamini não é um grupo natural, considera-se imperativo um estudo filogenético dessa tribo para reconhecer as linhagens que a compõem.

O **clado E** inclui os representantes de Phytoeciini Mulsant, 1839, Obereini Thomson, 1864 e Saperdini Mulsant, 1839, sendo que esta última não foi corroborada como tribo monofilética. Esse foi um dos cladogramas resultantes mais estáveis apresentando máximo suporte estatístico em praticamente todas as análises realizadas, inclusive as análises realizadas com os marcadores separadamente. Para conduzir a discussão do clado E, é assumido o novo posicionamento de *Mecas rotundicollis* em Hemipholini proposto na discussão do clado C.

Mulsant (1839) propôs os agrupamentos SAPERDIAIRES e PHYTOECIAIRES na família dos SAPERDINS, junto com os AGAPANTHAIRES e os MESOSAIREs. Em SAPERDIAIRES (grupo caracterizado por Mulsant pelas garras tarsais simples), incluiu os gêneros *Compsidia*, *Anoerea*, *Polyopsia* e *Saperda* e no grupo dos PHYTOECIAIRES (caracterizado pelas garras tarsais divididas) incluiu três gêneros, *Stenostola*, *Oberea* e *Phytoecia*. Thomson (1864) propôs o nome OBEREITÆ para se referir a uma divisão dos AMPHIONICHITÆ que incluía espécies caracterizadas pelas garras tarsais bidentadas, protórax sem espinhos laterais e ausência da carena humeral longitudinal. Dentre os gêneros incluídos por Thomson (1864) nessa divisão, estão os gêneros *Oberea* e *Phytoecia* (incluídos na subdivisão OBEREITÆ VERÆ) e *Glenea* (subdivisão GLENEITÆ).

Embora as monofilias de Phytoeciini e Obereini tenham sido corroboradas neste estudo e, morfologicamente, suas espécies possam ser reconhecidas pelas garras tarsais apendiculadas, essa característica não é suficiente para definir os limites sistemáticos entre Phytoeciini, Obereini e Saperdini, uma vez que os outros estados desse caráter não são constantes entre os representantes dessas tribos. Diversos exemplares de Saperdini foram examinados e foi encontrado um gradiente de formas para esse caráter que não é refletido nessa hipótese filogenética. Especificamente, enquanto *Saperda carcharias* (espécie-tipo de Saperdini) e *Saperda scalaris* possuem garras tarsais simples, outros gêneros de Saperdini, tais como *Glenea* e *Paraglenea* apresentam garras tarsais apendiculadas ou vestigialmente apendiculadas ou simples.

Dessa forma, para confirmar a monofilia de Saperdini, propõe-se a revalidação da proposta de Breuning (1952), que considerou Phytoeciini e Obereini como sinônimos de Saperdini, justificada pela ausência de características morfológicas que possam diferenciar com consistência as três tribos como entidades monofiléticas. Além da proposta de sinonímia, tendo em conta o posicionamento errôneo de *Mecas* em Phytoeciine evidenciado anteriormente, salienta-se a necessidade de um estudo revisivo para inferir o posicionamento das linhagens neárticas classificadas em Phytoeciini (*Pannychella callicera* (Bates, 1881), *Pannychina atripennis* (Bates, 1885) e *Pseudolinda quinquepunctata* (Bates, 1881)) e Obereini, que, possivelmente, trata-se de casos de erro de classificação.

Três tribos foram reunidas no **clado F**: Astathini Thomson, 1864 (representada por *Astathes* sp. e *Bacchisa fortunei*), que foi corroborada como linhagem monofilética; e Tetropini Portevin, 1927 e Tetraopini Thomson, 1860, que resultaram juntas num clado-irmão de Astathini. Essas tribos têm sido historicamente relacionadas por diferentes autores com Saperdini, Obereini

e Phytoeciini (Thomson, 1864; Lacordaire, 1872; Pascoe, 1966), sendo diferenciadas destas principalmente por possuírem olhos divididos. Embora com baixo valor de suporte (PP = 62, Figura 10), há o resgate do relacionamento de Astathini, Tetropini e Tetraopini com os Saperdini (clado E).

Morfológicamente, a monofilia do clado F pode ser definida pelos olhos divididos, como mencionado por Thomson (1864). Assim como discutido no tópico do clado E, evidencia-se que a forma da garra tarsal não constitui uma característica consistente para definir as tribos que compõem o clado F, uma vez que as duas espécies de Astathini representadas neste estudo resultaram num clado monofilético com máximo suporte na maioria das análises realizadas neste estudo; entretanto, a espécie de *Astathes* apresenta as garras tarsais bífidas, enquanto em *Bacchisa fortunei*, as garras tarsais são simples. Por se tratar de linhagens filogeneticamente relacionadas com Saperdini, Phytoeciini e Obereini, essa informação respalda, indiretamente, a justificativa para a sinonímia proposta para o clado E.

Sobre o relacionamento entre Astathini, Tetraopini e Tetropini, os resultados aqui apresentados são congruentes com a proposta de Lacordaire (1872), que uncluiu num único grupo (TÉTROPIDES) os gêneros que atualmente pertencem a essas três tribos. Entretanto, não são propostas mudanças taxonômicas para este clado por considerar insuficiente a representatividade de táxons para inferir a monofilia de Tetropini e Tetraopiini.

Para conduzir a discussão do **clado K**, foi considerada a combinação das hipóteses resultantes das análises realizadas com a matriz completa e com a matriz reduzida (Figuras 10, 11 e 12). O clado K possui representantes das tribos Acanthocinini Blanchard, 1845, Acanthoderini Thomson, 1860, Acrocinini Swainson, 1840, Colobothini Thomson, 1860, Moneilemini Thomson, 1864, Polyrhaphidini Thomson, 1860 e Xenofreini Aurivillius, 1923, sendo que Acanthocinini e Acanthoderini resultaram polifiléticos. Para definir a monofilia das tribos que compõem esse clado, apresenta-se a discussão da sistemática do clado K em dois subtópicos: (1) sistemática de Acanthoderini e (2) sistemática de Acanthocinini.

Sistemática de Acanthoderini. Acanthoderini não foi confirmada como linhagem monofilética pela inclusão de *Xenofrea exotica* junto aos demais representantes da tribo, incluindo um representante do gênero-tipo da tribo, *Acanthoderes* sp., e pelo posicionamento disjunto de *Macropophora accentifer* e *Oreodera exigua* num clado junto a *Acrocinus longimanus*.

O gênero *Xenofrea* foi descrito por Bates (1885) para quatro espécies neotropicais. Bates (*l.c.*) afirmou que as espécies de *Xenofrea* não apresentavam quaisquer caracteres que as relacionasse com outros gêneros conhecidos para a Região Neotropical, mencionando apenas *Anoreina* Bates, 1861, como possível gênero afim a *Xenofrea* para essa região. Por outro lado, com base na forma da cabeça fortemente retraída, Bates (1885) relacionou *Xenofrea* com os gêneros africanos *Frea* Thomson, 1858, *Dichostates* Thomson, 1861 e, especialmente, *Eumimetes* Lacordaire, 1872.

Embora Bates (1885) tenha mencionado características que diferiam *Xenofrea* das espécies de Crossotini e Oreoderini, ele não propôs uma tribo independente para alocar as suas espécies. Em vez disso, Bates (*l.c.*) alocou-as, duvidosamente, no grupo CROSSOTIDES e sugeriu que o posicionamento taxonômico de *Xenofrea* seria entre a tribo africana Crossotini (= Ceroplesini: Crossotina, na classificação atual) e a tribo americana Oreoderini (= Acanthoderini).

A tribo Xenofreini foi formalmente proposta no catálogo de Aurivillius (1923), no qual o autor limitou-se apenas a listar as espécies que compunham a tribo. Após a proposição de Xenofreini, nenhum outro trabalho foi publicado incluindo qualquer característica diagnóstica para a tribo. Atualmente, Xenofreini é composta por 55 espécies neotropicais, classificadas em três gêneros: *Curiofrea* Galileo & Martins, 1999 (monotípico), *Oroxenofrea* Galileo & Martins, 1999 (monotípico) e *Xenofrea* Bates, 1885 (53 spp.).

Exemplares de *Xenofrea* e *Anoreina* foram examinados e não há concordância com a relação sugerida por Bates (1885) para esses gêneros. Morfologicamente, *Anoreina* está mais relacionado com as espécies de *Oreodera* Audinet-Serville, 1835 (por similitude da forma do escapo, pronoto e processo mesosternal), enquanto as espécies de *Xenofrea* demonstram mais afinidade com outros gêneros de Acanthoderini, tais como *Alphus*, *Cotyzineus* (Melzer, 1931), *Exalphus* Restello, Iannuzzi & Marinoni, 2001 e *Myoxinus* (Erichson, 1847). Além disso, as descrições originais dos demais gêneros classificados em Xenofreini (*i.e.*, Galileo & Martins, 1999) demonstram que os caracteres utilizados para a definição dos gêneros de Xenofreini também são encontrados em linhagens de Acanthoderini e, dessa forma, não sustentam a tribo. Diante do exposto, propõe-se que Xenofreini seja invalidada como tribo e seus gêneros e espécies sejam transferidos para Acanthoderini.

Sobre o posicionamento de *Macropophora accentifer* e *Oreodera exigua* junto a *Acrocinus longimanus*, já era esperado que as análises corroborassem as pressuposições de

relacionamento sugeridas para esses gêneros com base na taxonomia tradicional. *Macropophora* (quatro espécies) e *Oreodera* (114) são dois gêneros neotropicais atualmente classificados em Acanthoderini. Morfologicamente, os representantes desses gêneros apresentam uma série de características que, ao longo da história, têm sido utilizadas para mantê-los juntos em diferentes propostas de classificação (*e.g.*, Audinet-Serville, 1835; Thomson, 1864; Lacordaire, 1869–1872).

Especificamente, Audinet-Serville, 1835 alocou no mesmo grupo os gêneros *Acrocinus*, *Macropophora* e *Oreodera*, diferenciando os dois últimos de *Acrocinus* pela forma do espinho lateral do protórax. Thomson (1864), por outro lado, agrupou *Acrocinus* com *Macropophora* na mesma divisão (ACROCINITÆ) por possuírem pernas anteriores alongadas e fêmures filiformes; e incluiu *Oreodera* na divisão OREODERITÆ, pelas seguintes características: pernas anteriores “normais” e fêmures clavados. Lacordaire (1869–1872), embora tenha salientado a similaridade morfológica entre *Macropophora* e *Oreodera*, seguiu a mesma proposta de Thomson (1864), agrupando *Acrocinus* e *Macropophora* em ACROCINIDES, e *Oreodera* em ACANTHODÉRIDES.

A hipótese filogenética aqui apresentada traz o primeiro esquema de classificação para esses gêneros proposto por Audinet-Serville (1835). Por considerar que existe congruência entre os resultados encontrados neste estudo e a informação histórico-morfológica mencionada para essas linhagens, é proposta a transferência de *Macropophora* e *Oreodera* para Acrocinini.

Considerando as propostas taxonômicas mencionadas neste subtópico, a tribo Acrocinini passa a ser composta por três gêneros (*Acrocinus*, *Macropophora* e *Oreodera*) e a monofilia do clado de Acanthoderini é definida. Neste clado, a composição dos cladogramas internos apresenta conformidade com a morfologia e há o reconhecimento de duas linhagens na tribo: a primeira representada pelo clado composto por *Alphus tuberosus* e *Xenofrea exotica* que pode ser reconhecida pelo escapo discretamente clavado, sem dimorfismo sexual nos tarsos; e a segunda, representada pelos “Acanthoderini verdadeiros”, reconhecida pelo escapo distintamente clavado (piriforme) e dimorfismo sexual acentuado, com tarsos anteriores cerdosos nos machos.

Sistemática de Acanthocinini. Acanthocinini apresentou-se polifilética com as linhagens distribuídas em três posições: *Stenellipsis* sp., que resultou no clado J com espécies de Enicodini e Parmenini; um clado constituído apenas por *Ostedes inermis*; e um clado parafilético composto por todas as demais espécies de Acanthocinini incluídas na análise, mais os representantes de Colobotheini, Moneilemini e Acrocinini.

Colobothini é uma tribo de distribuição neotropical que inclui 190 espécies em 12 gêneros (Monné, 2016), sendo o gênero-tipo, *Colobotha* Lepeletier & Audinet-Serville, 1825, aquele que possui o maior número de espécies da tribo (120). Os Colobothini compreendem um grupo relativamente conciso morfológicamente, sendo facilmente reconhecidos pela fronte trapezoidal, tubérculos antenais geralmente contíguos, protórax sem espinhos laterais, élitros alongados, com carena lateral, metatarsômero I alongado e garras tarsais divaricadas. Entretanto, a maioria das características que define a tribo refere-se basicamente à morfologia de *Colobotha* e, em função disto, a delimitação das espécies de Colobothini e algumas linhagens de Acanthocinini não é uma tarefa trivial e tem sido motivo de discussão desde antes do estabelecimento da tribo por Thomson (1860) (LeConte, 1852). Existe na literatura um grande número de erros de classificação entre espécies de Colobothini e Acanthocinini que, posteriormente, acabaram resultando em sinônimas e transferências de espécies entre essas duas tribos. Monné & Monné (2009), referindo-se ao posicionamento de *Sangaris* Dalman, 1823 em Colobothini, salientou que táxons morfológicamente similares (e indubitavelmente intimamente relacionados), tais como Colobothini e Acanthocinini, são artificialmente separados simplesmente devido à falta de estudos filogenéticos.

Thomson (1860), quando propôs Colobothini, classificou-a no grupo dos ACANTHOCINITÆ (que incluía dois subgrupos: COLOBOTHEITÆ e ACANTHOCINITÆ VERÆ), diferenciando COLOBOTHEITÆ dos ACANTHOCINITÆ VERÆ pelos seguintes caracteres: escapo alongado, protórax inerme lateralmente e metatarsômeros I alongado. Neste estudo, a tribo Colobothini, representada por duas espécies de *Colobotha* (*C. decemmaculata* e *C. seriatomaculata*) foi resolvida como um grupo monofilético fortemente suportado como uma linhagem apical em Acanthocinini. Esta evidência corrobora os *insights* de Monné & Monné (2009) sobre as relações entre Acanthocinini e Colobothini e confirma as relações entre essas tribos propostas por Thomson (1860; 1864).

Embora nem todas as espécies que compõem Colobothini tenham sido estudadas considera-se que os caracteres que definem a tribo (especialmente a ausência de espinho na face lateral do protórax) não são robustos para defini-la, uma vez que não estão presentes em todos os seus gêneros. Especificamente, espécies de *Carterica* Pascoe, 1858, *Nodubotha* Monné & Monné, 2008, *Priscilla* Thomson, 1864, *Sangaris* Dalman, 1823, *Sparna* Thomson, 1864 e, inclusive, algumas espécies de *Colobotha* têm espinho (ou apresentam espinho vestigial) na face

lateral do protórax. Dessa forma, a sinonímia entre essas duas tribos torna-se pertinente sendo proposta a transferência dos gêneros e espécies de Colobothini para Acanthocinini.

Além de sinonimizar Colobothini sob Acanthocinini, também é proposta a sinonímia de Moneilemini sob Acanthocinini com base na justificativa apresentada a seguir. A tribo Moneilemini é composta por um único gênero, *Moneilema* Say, 1824, que inclui 19 espécies distribuídas na Região Neártica, com registros para as zonas áridas dos Estados Unidos e do México. Thomson (1864) propôs o grupo dos MONEILEMITÆ, caracterizando-o pelo corpo convexo, escapo cilíndrico e alongado, úmeros pouco conspícuos, élitros fundidos e pela ausência das asas membranosas. Devido ao aspecto robusto do corpo e à coloração predominantemente escura, os representantes de Moneilemini têm sido superficialmente relacionados com as tribos Dorcadionini e Parmenini (Linsley & Chemsak, 1984). Nomeadamente, Thomson (1864) relacionou Moneilemini com Cyrtinini, Dorcadionini, Parmenini, agrupando-as na mesma subtribo (DORCADIONITÆ) e Breuning (1950), em sua revisão dos Parmenini, reconheceu 43 gêneros para a tribo, dentre os quais estava incluído o gênero *Moneilema*.

As principais características que definem os Moneilemini são o aspecto robusto do corpo e a ausência (ou presença vestigial) das asas membranosas. Exceto por estas, todas as demais características que definem a tribo são encontradas nos representantes de Acanthocinini. Além disso, os resultados das análises demonstram que não existe proximidade filogenética entre as diferentes linhagens de Lamiinae que apresentam o corpo robusto ou a condição áptera. Portanto, estas podem ser interpretadas como resultados de convergência evolutiva provavelmente associada ao ambiente árido onde esses insetos são encontrados.

O posicionamento disjunto de *Stenellipsis* sp. e *Ostedes inermis* configura um caso claro de erro de classificação em Acanthocinini. Pascoe (1859) descreveu o gênero *Ostedes* para uma espécie oriental (*Ostedes pauperata* Pascoe, 1859, descrita no mesmo trabalho). Na ocasião, Pascoe (*l.c.*) mostrou-se incerto quanto à classificação desse gênero em Lamiinae e, com base na forma geral do corpo, sugeriu *Monochammus* (através de *M. proletarius* (Pascoe, 1858)) como possível grupo afim. Posteriormente, Lacordaire (1972) classificou *Ostedes* em ACANTHOCINIDES, salientando ser um dos gêneros mais distintos da tribo, diferindo-o dos demais grupos da tribo pela protrusão da cabeça e pela forma do protórax.

As análises aqui apresentadas evidenciam o posicionamento equivocado de *Ostedes* em Acanthocinini e sugerem relação entre esse gênero e a linhagem composta por Pteropliini,

Mesosini e Apomecynini (em parte). Entretanto, o conhecimento limitado da fauna oriental, aliado ao posicionamento incerto e pouco suportado de *Ostedes* nas árvores não fornece elementos suficientes para a proposta de qualquer mudança taxonômica para esse táxon.

A dimensão do problema taxonômico de Acanthocinini é muito mais ampla do que se pode inferir com base nos táxons representados neste estudo. Assim da mesma forma como foi possível detectar erros de classificação de espécies em Acanthocinini, deve haver a ausência de um grande número de táxons que não puderam ser incluídos neste estudo devido à falta de material para obtenção de DNA e que são potenciais Acanthocinini classificados em outras tribos (*e.g.*, *Elytracantha* spp.).

Acanthocinini é uma das tribos mais diversas de Lamiinae, inclui 1.995 espécies descritas em 376 gêneros. Em função dessa diversidade, as mudanças taxonômicas para definição da monofilia dessa tribo devem ser baseadas num estudo filogenético mais abrangente. Dessa forma, exceto pela inclusão de *Colobothea* e *Moneilema*, não serão propostas alterações maiores na taxonomia dessa tribo. Reconhece-se Acanthocinini como um grupo não natural e evidencia-se a existência de pelo menos duas grandes linhagens na tribo.

CONCLUSÕES

Este trabalho constitui a primeira inferência filogenética realizada na subfamília Lamiinae. A hipótese de relacionamento para as tribos de Lamiinae, incluindo as mudanças taxonômicas propostas neste estudo é apresentada na figura 13. Com base na discussão apresentada, sumariza-se a seguir as mudanças taxonômicas são propostas para as tribos de Lamiinae:

1. Revalidação das tribos Hippopsini Thomson, 1860;
2. Revalidação de Taeniotini Thomson, 1864;
3. Sínónímia de Onocephalini Thomson, 1860 **syn. n.** sob Onciderini Thomson, 1860, prevalecendo o nome de Onciderini;
4. Sínónímia de Aerenicini Lacordaire, 1872 **syn. n.** sob Hemilophini Thomson, 1868;
5. Sínónímia de Phytoeciini Mulsant, 1839 **syn. n.** e Obereini Thomson, 1864 **syn. n.** sob Saperdini Mulsant, 1839, prevalecendo o nome de Saperdini;
6. Sínónímia de Xenofreini Aurivillius, 1923 **syn. n.** sob Acanthoderini Thomson, 1860;
7. Sínónímia de Colobotheini Thomson, 1860 **syn. n.** e Moneilemini Thomson, 1864 **syn. n.** sob Acanthocinini Blanchard, 1845.

A amostragem de táxons deste estudo mostrou-se suficiente para inferir a monofilia e a sistemática das tribos bem representadas no estudo. Entretanto, as relações filogenéticas basais entre as tribos de Lamiinae não puderam ser resolvidas, fato que se atribui a problemas de amostragem taxonômica. Embora tenham sido amostradas tribos de todas as regiões biogeográficas, a representatividade de táxons das Regiões Etiópica e Australiana foi expressivamente menor quando comparada às demais regiões. Além disso, existe ainda uma grande diversidade de tribos neotropicais e orientais que, provavelmente, representam as linhagens intermediárias entre as tribos amostradas, mas que não puderam ser incluídas devido à falta de material para estudo, tais como Anisocerini, Megabasini e Tmesisternini. Certamente, a inclusão dessas tribos nas análises ajudaria a resolver as hipóteses de relacionamento entre grupos de tribos que não puderam ser obtidas neste trabalho.

O resultado de que apenas nove das tribos incluídas tenham sido corroboradas como linhagens monofiléticas ressalta o problema taxonômico da classificação das tribos de Lamiinae. Este estudo representa o primeiro passo em direção a uma proposta de classificação supragenérica de Lamiinae fundada em informação filogenética. Embora ainda apresente-se muito aquém de resolver os problemas taxonômicos da subfamília, os resultados produzidos neste estudo fornecem informações bastante úteis para guiar estudos filogenéticos mais específicos. Neste sentido, salienta-se aqui as tribos consideradas prioritárias para estudos posteriores, *i.e.*, Acanthocinini, Apomecynini, Desmiphorini e Monochamini.

REFERÊNCIAS

- Audinet-Serville, J. G. (1832–1835) Nouvelle classification de la famille des longicornes. *Annales de la Société Entomologique de France*, 1, 118–201; 2, 528–573; 3, 5–110; 4, 5–100; 4, 197–228.
- Aurivillius, C. (1923) *Coleopterorum Catalogus*, pars 74, Cerambycidae: Lamiinae. W. Junk, Berlin, pp. 323–704.
- Bates, H. W. (1861) Contributions to an Insect Fauna of the Amazon Valley. Coleoptera: Longicornia. *The Annals and Magazine of Natural History*, 8 (3), 40–52; 147–152; 212–219; 471–478
- Bates, H.W. (1885) *Biologia Centrali-Americana*, Insecta, Coleoptera, suppl. to Longicornia. London, 5, 249–436.

- Blanchard, C. E. (1845) Histoire des Insectes, traitant de leurs mœurs et leurs métamorphoses en general et comprenant une nouvelle classification fondée sur leurs rapports naturels. Hyménoptères et Coléoptères. Librairie de Firmin Didot Frères, Paris, I–IV; 1–524 pp.
- Bouchard, P., Bousquet, Y., Davies, A. E., Alonso-Zarazaga, M. A., Lawrence, J. F., Lyal, C. H. C., Newton, A. F., Reid, C. A. M., Schmitt, M., Ślipiński, S. A. & Smith, A. B. T. (2011) Family-group names in Coleoptera (Insecta). *Zookeys*, 88, 1–972.
- Bousquet, Y., Heffern, D. J., Bouchard, P. & Nearn, E. H. (2009) Catalogue of family-group names in Cerambycidae (Coleoptera). *Zootaxa*, 2321, 1–80.
- Breuning, S. (1950) Révision des Parmenini. *Longicornia*, 1, 29–259.
- Breuning, S. (1952) Revision einiger Gattungen aus der Gruppe der Saperdini Muls. (Col. Cerambycidae). *Entomologischen Arbeiten aus dem Museum G. Grey*, 3(1): 107–218
- Breuning, S. (1958–1969) Catalogue des Lamières du Monde (Col. Céramb.). Ed. Museums G. Frey, Tutzing, 1069 pp.
- Breuning, S. (1961) Catalogue des Lamières du Monde (Col., Cerambycidae). 5. Lief. Museum G. Frey, Tutzing bei München, 287–382.
- Breuning, S. (1962) Révision des Agapanthiini Muls. américains (Col., Cerambycidae). *Pesquisas*, (6)13, 1–48.
- Clark, C.G., B.W. Tague, V.C. Ware, & Gerbi, S.A. (1984) *Xenopus laevis* 28S ribosomal RNA: a secondary structural model and its evolutionary and functional implications. *Nucleic Acids Res*, 12: 6197–6220.
- Danilevsky, M.L. (1979) Morpho-adaptive ways of evolution of the larvae of longhorn beetles (Coleoptera, Cerambycidae) and phylogenetic relations of the basic groups of the family. Pp. 24–43 in *Insects Decomposing Wood and their Entomophages*. Nauka, Moscow [in Russian]
- Dillon, L. S. & Dillon, E. S. (1941) The tribe Monochamini in the Western Hemisphere (Coleoptera: Cerambycidae). *Scientific Publications of the Reading Public Museum*, 1, 1–135.
- Farris, J.S., Källersjö, M., Kluge, A.G. & Bult, C. (1994). Testing significance of incongruence. *Cladistics*, 10: 315–319.
- Feng, B.; Chen, L.; Yan-Li, E. & Zheng, K. (2010) Phylogenetic analysis of the Prionini (Coleoptera: Cerambycidae: Prioninae) from China based on mitochondrial ribosomal RNA genes and Cytochrome oxidase I gene. *Zootaxa*, 2487: 1–18
- Galileo, M. H. M. & Martins, U. R. (1999) Sobre espécies de Lamiinae (Coleoptera, Cerambycidae) com garras tarsais divaricadas. *Papéis Avulsos de Zoologia* 41(6): 83–104
- Galileo, M.H. & Martins, U.R.M. (2007) Descrições de táxons em Hippopsini, Desmiphorini e Pteropliini (Cerambycidae, Lamiinae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 47(25): 349–357.
- Galileo, M.H.M, Martins, U.R. (1995) Revisão da tribo Eupromerini, trib. n. (Coleoptera, Cerambycidae, Lamiinae) da região neotropical. *Revista Brasileira de Entomologia*, 39(1): 131–150.

- Gillespie, J. J. (2004) Characterizing regions of ambiguous alignment caused by the expansion and contraction of hairpin-stem loops in ribosomal RNA molecules. *Mol. Phylogenet. Evol.* 33: 936–943.
- Gillespie, J. J., Cannone, J. J., Gutell, R. R. & Cognato, A. I. (2004) A secondary structural model of the 28S rRNA expansion segments D2 and D3 from rootworms and related leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae; Galerucinae). *Insect Mol. Biol.* 13:495–518.
- Gistel, J. N. F. (1848) *Faunula monacensis cantharologica*. Isis von Oken 1848: (6) [unn. pp. "1–3"]; (7): [unn. pp. "4–6"]; (8): [unn. p. "7"]; (9): [unn. pp. "8–9"]; (10): [unn. pp. "10–11"]; (11): [unn. pp. «12–13»] (inserted with fascicles).
- Gutell, R. R., M. W. Gray, & Schnare. M. N. (1993) A compilation of large subunit (23S- and 23S-like) ribosomal RNA structures. *Nucleic Acids Res.* 30:55–3074.
- Hassouna, N., Michot, B. & Bachellerie, J. P. (1984) The complete nucleotide sequence of mouse 28S rRNA gene. Implications for the process of size increase of the large subunit rRNA in higher eukaryotes. *Nucleic Acids Res.* 12(8): 3563–83.
- Katoh, K. & Toh, H. (2008). Improved accuracy of multiple ncRNA alignment by incorporating structural information into a MAFFT-based framework. *BMC Bioinformatics*, 9, 212.
- Kjer, K. M. (1995) Use of rRNA secondary structure in phylogenetic studies to identify homologous positions: an example of alignment and data presentation from the frogs. *Mol. Phylogenet. Evol.* 4: 314–330.
- Kjer, K.M. (2004) Aligned 18S and insect phylogeny. *Syst Biol.* 53: 506–514.
- Lacordaire, J. T. (1869–1972) *Genera des Coléoptères ou expose methodique et critique de tous les genres proposés jusqu'ici dans cet ordre d'insectes*. Librairie Encyclopédique de Roret, 8, 1–552; 9 (1), 1–409; 9 (2), 410–930.
- Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S. Y. W. & Guindon, S. (2012). PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*, 29: 1695–1701.
- Latreille, P. A. (1802) *Histoire naturelle, générale et particulière, des crustacés et des insectes*. Ouvrage faisant suite à l'histoire naturelle générale et particulière, composée par Leclerc de Buffon, et rédigée par C.S. Sonnini, membre de plusieurs sociétés savantes. Tome troisième. Familles naturelles des genres. Dufart, Paris. 3: xii + pp. 13–467.
- Latreille, P. A. (1829) *Crustacés, Arachnides et Insectes*. In: Cuvier, G. L. C. D. *Le Règne Animal distribué d'après son organization, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux, et d'introduction à l'Anatomie comparée*. Déterville, Paris, deuxième édition, 4, 28, 584 pp.
- Lecointre, G. & Deleporte, P. (2005) Total evidence require exclusion of phylogenetically misleading data. *Zool. Scripta*, 34: 101–17.
- LeConte, J. L. (1850) An attempt to classify the longicorn Coleoptera of the part of America, north of Mexico. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, (2) 1, 311–340; 2, 5–38.

- LeConte, J. L. (1851) An attempt to classify the longicorn Coleoptera of the part of America, north of Mexico. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, (2) 2, 99–112.
- LeConte, J. L. (1852) An attempt to classify the longicorn Coleoptera of the part of America, north of Mexico. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, (2) 2, 139–178.
- LeConte, J. L. (1873) New species of North American Coleoptera, prepared for the Smithsonian Institution. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 11 (264), 169–238; (265), 279–348.
- Letsch, H.O., Küick, P., Stocsits, R.R. & Misof, B. (2010) The Impact of rRNA Secondary Structure Consideration in Alignment and Tree Reconstruction: Simulated Data and a Case Study on the Phylogeny of Hexapods. *Mol Biol Evol*, 27 (11): 2507–2521.
- Lingafelter, S. W. (1998) The Genera of Elaphidiini Thomson 1864 (Coleoptera: Cerambycidae). *Memoirs of the Entomological Society of Washington*, 20, 1–118.
- Linnaeus, C. (1758) *Systema naturae per regne tria naturae secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Salvius, Holmiae, 1, 823 pp.
- Linsley, E. G. & Chemsak, J. A. (1984) The Cerambycidae of North America. Part VII, No. 1. Taxonomy and classification of the subfamily Lamiinae, tribes Parmenini through Acanthoderini. *University of California, Publications in Entomology*, 102, 258 pp.
- Linsley, E. G. (1961) Lycidlike Cerambycidae (Coleoptera). *Annals of the Entomological Society of America*, 54(5), 628–635.
- Marques, I.M. & Napp, D.S. (2003) Análise cladística da tribo Rhopalophorini Brilanchard, 1945 (Coleoptera, Cerambycidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 47(4): 491–545.
- Martins, U.R, Galileo, M.H.M (1990) Lamiinae (Coleoptera, Cerambycidae) com garras tarsais apendiculadas e descrição de Pretiliini, trib. n. *Revista Brasileira de Entomologia* 34 (4): 703–708.
- Mengual, X; Stahls, G & Rojo, S. (2015) Phylogenetic relationships and taxonomic ranking of pipizine flower flies (Diptera: Syrphidae) with implications for the evolution of aphidophagy. *Cladistics*: 1–18.
- Miller, M.A., Pfeiffer, W. & Schwartz, T. (2010) Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. In: *Proc. Gateway Computing Environments Workshop (GCE 2010)*, 14 November 2010, New Orleans, Louisiana. Institute of Electrical and Electronics Engineers, 1–8.
- Monné, M. A. (2016) Catalogue of the Cerambycidae (Coleoptera) of the Neotropical Region. Disponível em: <http://www.cerambyxcat.com> (Acessado 16 de fevereiro de 2016).
- Monné, M.A. & Monné, M.L. (2009) Synopsis of the genus *Sangaris* Dalman in South America (Coleoptera, Cerambycidae), with description of two new species and new combinations. *Zootaxa*, 2230: 29–41.
- Monné, M.L. & Napp, D.S. 2005. Cladistic analysis of the tribe Torneutini Thomson (Coleoptera: Cerambycidae: Cerambycinae: Trachyderoinia). *Zootaxa*, 1062: 1–56

- Mulsant, E. (1839) Histoire naturelle des Coléoptères de France. Longicornes. Maisson, Paris & Lyon, 304 pp.
- Nakamura, S. (1981): Morphological and taxonomic studies of the cerambycid pupae of Japan (Coleoptera: Cerambycidae). Miscellaneous Reports of the Hiwa Museum for Natural History 20: 1–159, 1–75.
- Napp, D. S. (1994) Phylogenetic relationships among the subfamilies of Cerambycidae (Coleoptera, Chrysomeloidea). *Revista Brasileira de Entomologia*, 38 (2): 265–419.
- Nearns, E. H. & Branham, M. A. (2008) Revision and phylogeny of the tribes Curiini LeConte and Plectromerini Nearns & Branham, new tribe (Coleoptera, Cerambycidae, Cerambycinae). *Memoirs of the American Entomological Society*, 47: 1–117.
- Pascoe, F. P. (1864–1869) Longicornia Malayana: or a descriptive catalogue of the species of the three longicorn families Lamiidae, Cerambycidae and Prionidae collected by Mr. A. R. Wallace in the Malay Archipelago. *The Transactions of the Entomological Society of London*, (3)3: 1–689.
- Pascoe, F.P. (1859) On new genera and species of longicorn Coleoptera. Part IV. *The Transactions of the Entomological Society of London*, (2)5: 12–61.
- Pascoe, F.P. (1866) Longicornia Malayana; or, a Descriptive Catalogue of the Species of the three Longicorn Families Lamiidae, Cerambycidae and Prionidae collected by Mr. A. R. Wallace in the Malay Archipelago. (Part III). *The Transactions of the Entomological Society of London*, Series 3, 3 (3): 225–336.
- Phillips, A.J. (2006) Homology assessment and molecular sequence alignment. *Journal of Biomedical Informatics*, 39: 18–33
- Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. A. & Huelsenbeck, J. P. (2012). MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61: 539–542.
- Schjödte, J. C. (1864) Danmarks cerambyces. *Naturhistorisk Tidsskrift*, 2 (3): 483–576.
- Schmitz, J. & Moritz, R.F.A (1994) Sequence analysis of the D1 and D2 regions of 28S rDNA in the hornet (*Vespa crabro*) (Hymenoptera, Vespinae). *Insect Molecular Biology*, 3(4): 273–277.
- Simon, C., Frati, F., Beckenbach, A., Crespi, B., Liu, H. & Flook, P. (1994). Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Annals of the Entomological Society of America*, 87: 651–701.
- Smith, D.S. & Bond, J.E. (2003) An Analysis of the Secondary Structure of the Mitochondrial Large Subunit rRNA Gene (16S) in Spiders and Its Implications for Phylogenetic Reconstruction. *The Journal of Arachnology*, 31: 44–54.
- Snodgrass, R. E. (1927) Morphology and mechanism of the insect thorax. *Smith. Ins. Wash.*, 108 pp.

- Sonnenberg, R., Nolte, A.W., Tautz, D. (2007) An evaluation of LSU rDNA D1–D2 sequences for their use in species identification. *Frontiers in Zoology*, 4: 6.
- Stamatakis, A. (2006) RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics*, 22: 2688–2690.
- Švácha P. & Lawrence, J. F. (2014) 2.4. Cerambycidae Latreille, 1802. In: Leschen, R. A. B. & Beutel, R. G. (Eds.), *Handbook of Zoology, Arthropoda: Insecta; Coleoptera, Beetles, Volume 3: Morphology and systematics (Phytophaga)*. Walter de Gruyter, Berlin/Boston, 77–177.
- Svácha, P., Wang, J. & Chen, S. (1997) Larval morphology and biology of *Phylus antennatus* and *Heterophilus punctulatus*, and systematic position of the Philinae (Coleoptera: Cerambycidae and Vesperidae). *Annales de la Société Entomologique de France*, 33(3): 323–369.
- Swofford, D. L. (2002). PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and Other Methods). Version 4. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Thomson, J. (1860) Essai d'une classification de la famille des cérambycides et matériaux pour servir a une monographie de cette famille. Bouchard-Huzard, Paris, 404 pp.
- Thomson, J. (1864) *Systema Cerambycidarum* ou exposé de tous les genres compris dans La famille des Cérambycides et familles limitrophes. *Mémoires de La Société de Sciences de Liège*, 19: 1–540.
- Thomson, J. (1868) Révision du groupe des aereineites (Lamites, cérambycides, coléoptères). *Physis Recueil d'Histoire Naturelle*, 2(5): 92–98.
- Wang, W. & Yin, X (2002) Phylogenic relationships among the higher taxa of Cerambycoidea. *Journal of Henan Agricultural University*, 36(1): 11–14.
- Ware, V.C., Tague, B.W., Clark, C.G., Gourse, R.L., Brand, R.C. & Gerbi, S.A. (1983) Sequence analysis of 28S ribosomal DNA from the amphibian *Xenopus laevis*. *Nucleic Acids Res*, 11: 7795–7817.
- Wei, Z., Yin, X., An, S., Su, L. & Zhang, H. (2014) Molecular Phylogenetic study of the higher taxa of the superfamily Cerambycoidea (Insecta: Coleoptera) based on the combined analysis of ribosomal DNA sequences. *Acta Entomologica Sinica*, 57(6): 710–720.
- Wild, A.L. & Maddison, D.R. (2008). Evaluating nuclear protein-coding genes for phylogenetic utility in beetles. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48: 877–891.

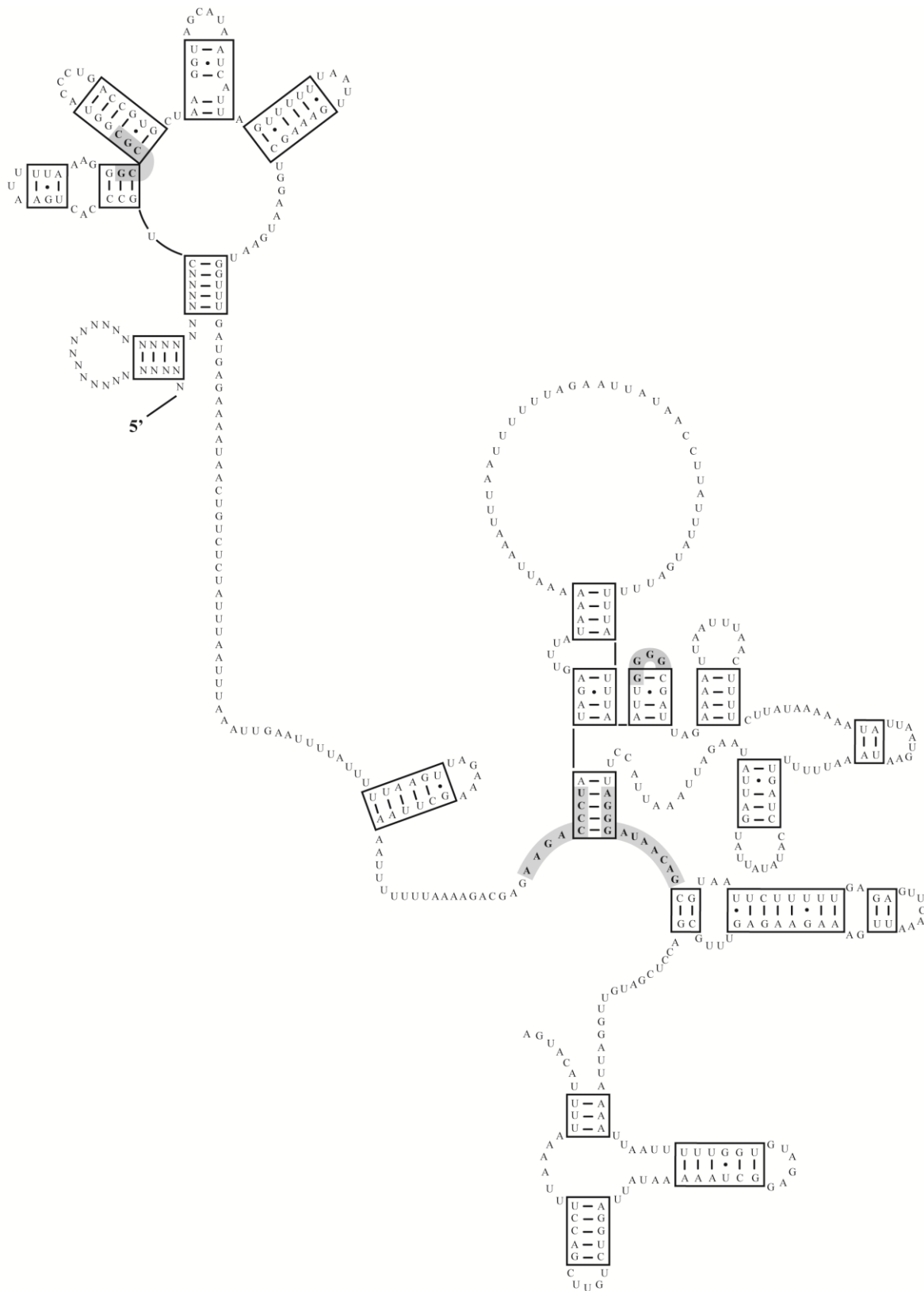


Figura 1. Modelo da estrutura secundária de 16S rRNA proposto para 119 espécies de Cerambycidae (incluindo representantes das subfamílias Prioninae, Parandrinae, Lepturinae e Lamiinae). Modelo apresentado com base na sequência de *Lamia textor* (Linnaeus, 1758). Simbologia para pareamento de bases segue a seguinte notação: pareamentos canônicos de bases são representados por traços (C–G, G–C, A–U, U–A); pareamentos entre as bases G e U são representados por círculos negros pequenos (G•U); outros pareamentos não canônicos são representados por círculos negros grandes (e.g., U•U).

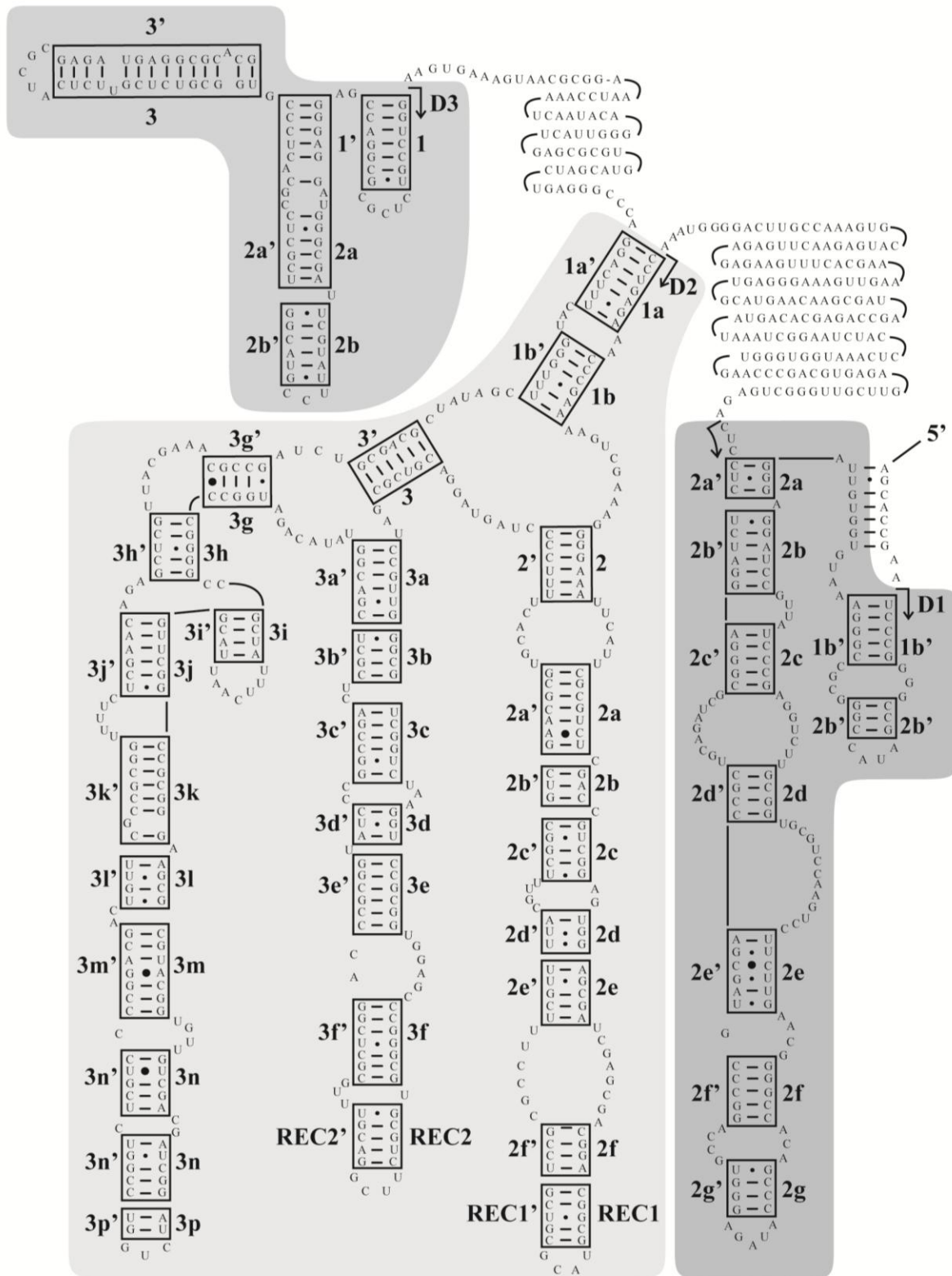


Figura 2. Modelo da estrutura secundária de 28S rRNA (domínios D1, D2 e D3) proposto para 97 espécies de Cerambycidae (incluindo representantes das subfamílias Prioninae, Parandrinae, Lepturinae e Lamiinae). Modelo apresentado com base na sequência de *Lamia textor* (Linnaeus, 1758). Regiões da estrutura são nomeadas de acordo com Kjer (1995) e Gillespie *et al.* (2004). Simbologia para pareamento de bases segue a seguinte notação: pareamentos canônicos de bases são representados por traços (C–G, G–C, A–U, U–A); pareamentos entre as bases G e U são representados por círculos negros pequenos (G•U); outros pareamentos não canônicos são representados por círculos negros grandes (e.g., U•U).

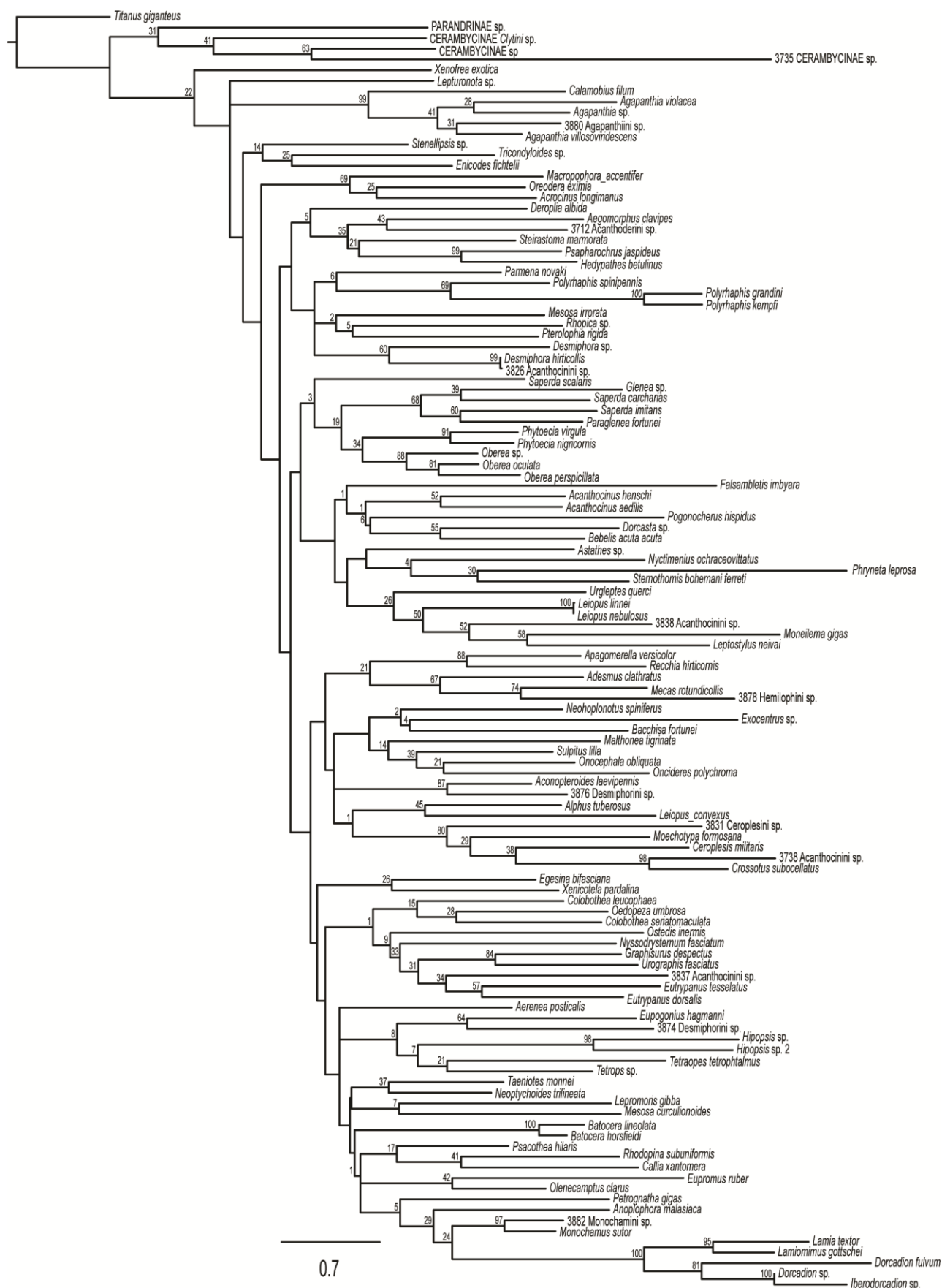


Figura 3. Hipótese filogenética para as relações entre 115 espécies de Lamiinae e cinco representantes de outras subfamílias de Cerambycidae. Análise de máxima verossimilhança realizada com marcador *cox1*, separadamente. Valores de Bootstrap são apresentados sobre os ramos.



Figura 4. Hipótese filogenética para as relações entre 114 espécies de Lamiinae e cinco representantes de outras subfamílias de Cerambycidae. Análise de máxima verossimilhança realizada com marcador 16S rRNA, separadamente. Valores de Bootstrap são apresentados sobre os ramos.



Figura 5. Hipótese filogenética para as relações entre 97 espécies de Lamiinae e cinco representantes de outras subfamílias de Cerambycidae. Análise de máxima verossimilhança realizada com marcador Wg, separadamente. Valores de Bootstrap são apresentados sobre os ramos.



Figura 6. Hipótese filogenética para as relações entre 85 espécies de Lamiinae e sete representantes de outras subfamílias de Cerambycidae. Análise de máxima verossimilhança realizada com marcador CPS, separadamente. Valores de Bootstrap são apresentados sobre os ramos.



Figura 7. Hipótese filogenética para as relações entre 90 espécies de Lamiinae e sete representantes de outras subfamílias de Cerambycidae. Análise de máxima verossimilhança realizada com marcador 28S rRNA, separadamente. Valores de Bootstrap são apresentados sobre os ramos.



Figura 8. Hipótese filogenética para as relações entre 128 espécies de Lamiinae e cinco representantes de outras subfamílias de Cerambycidae. Análise de máxima verossimilhança realizada com a matriz combinada com os marcadores cox1–16S rRNA. Valores de Bootstrap são apresentados sobre os ramos.

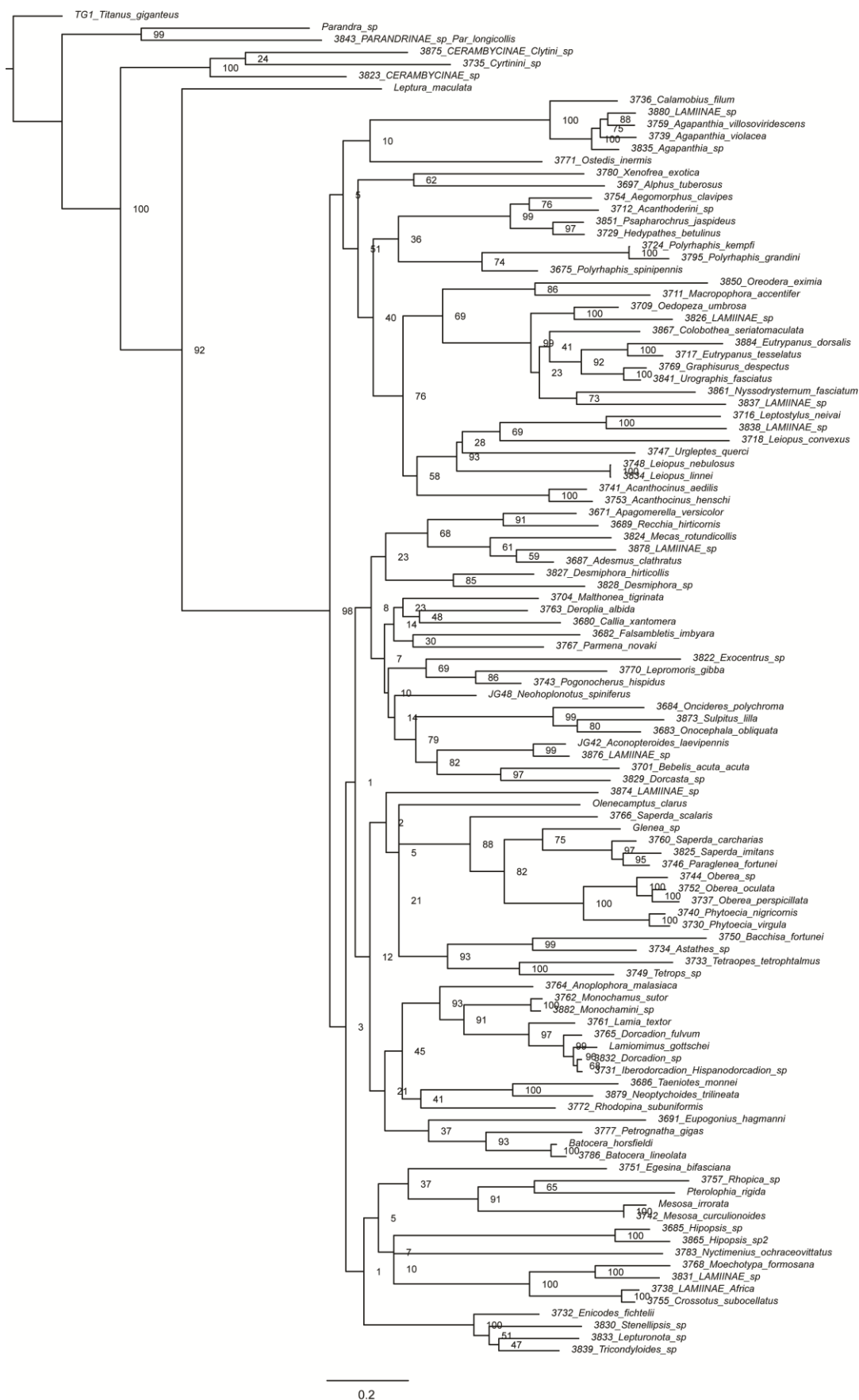


Figura 9. Hipótese filogenética para as relações entre 111 espécies de Lamiinae e sete representantes de outras subfamílias de Cerambycidae. Análise de máxima verossimilhança realizada com a matriz combinada com os marcadores Wg–CPS–28S rRNA. Valores de Bootstrap são apresentados sobre os ramos.

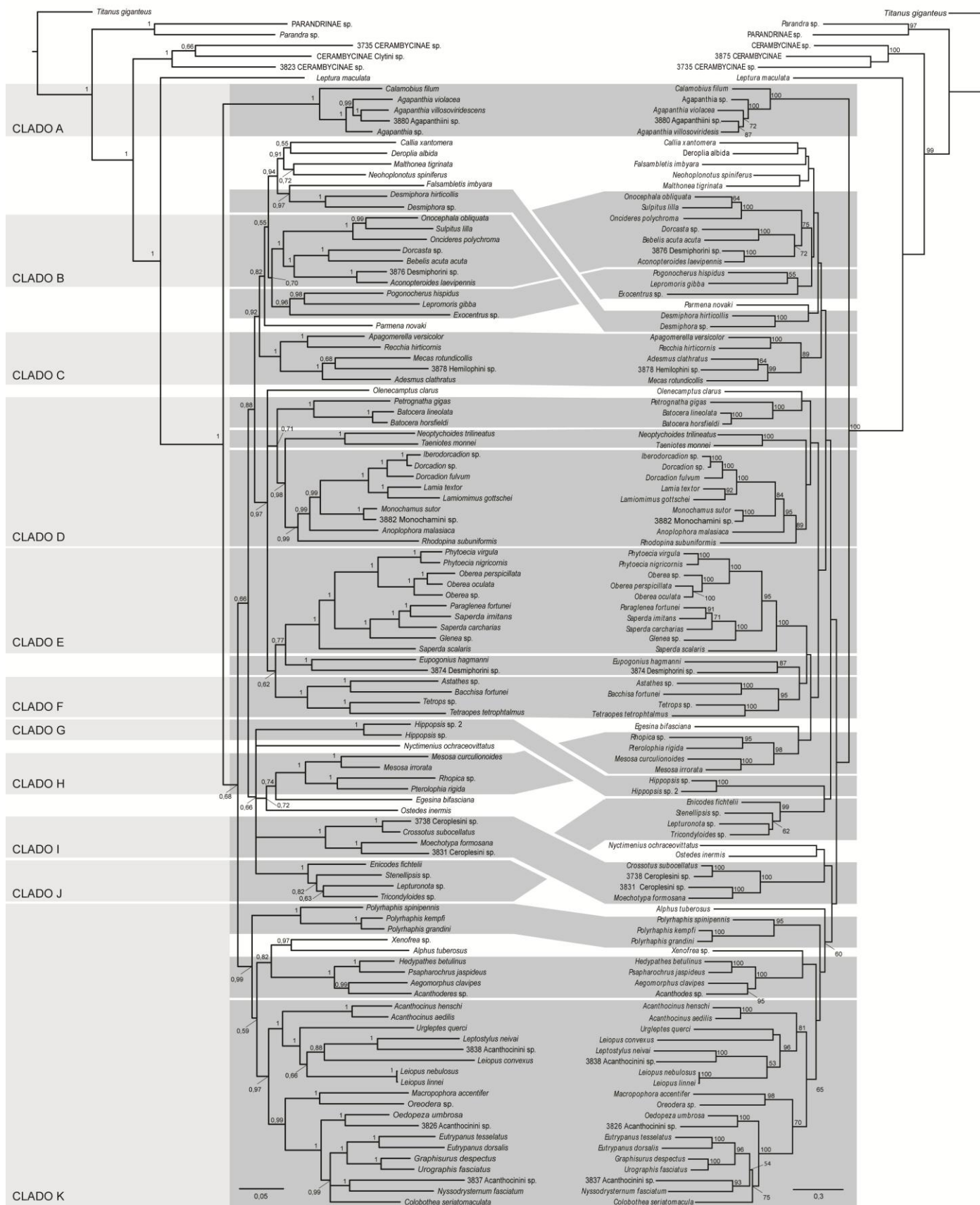


Figura 10. Confrontamento das hipóteses filogenéticas resultantes da inferência Bayesiana (esquerda) e análise de máxima verossimilhança (direita) obtidas a partir da matriz reduzida (111 terminais) com evidência total de caracteres (cox1–16S rRNA–Wg–CPS–28S rRNA). Valores de Probabilidade Posterior e Bootstrap ≥ 50 são apresentados sobre os ramos.

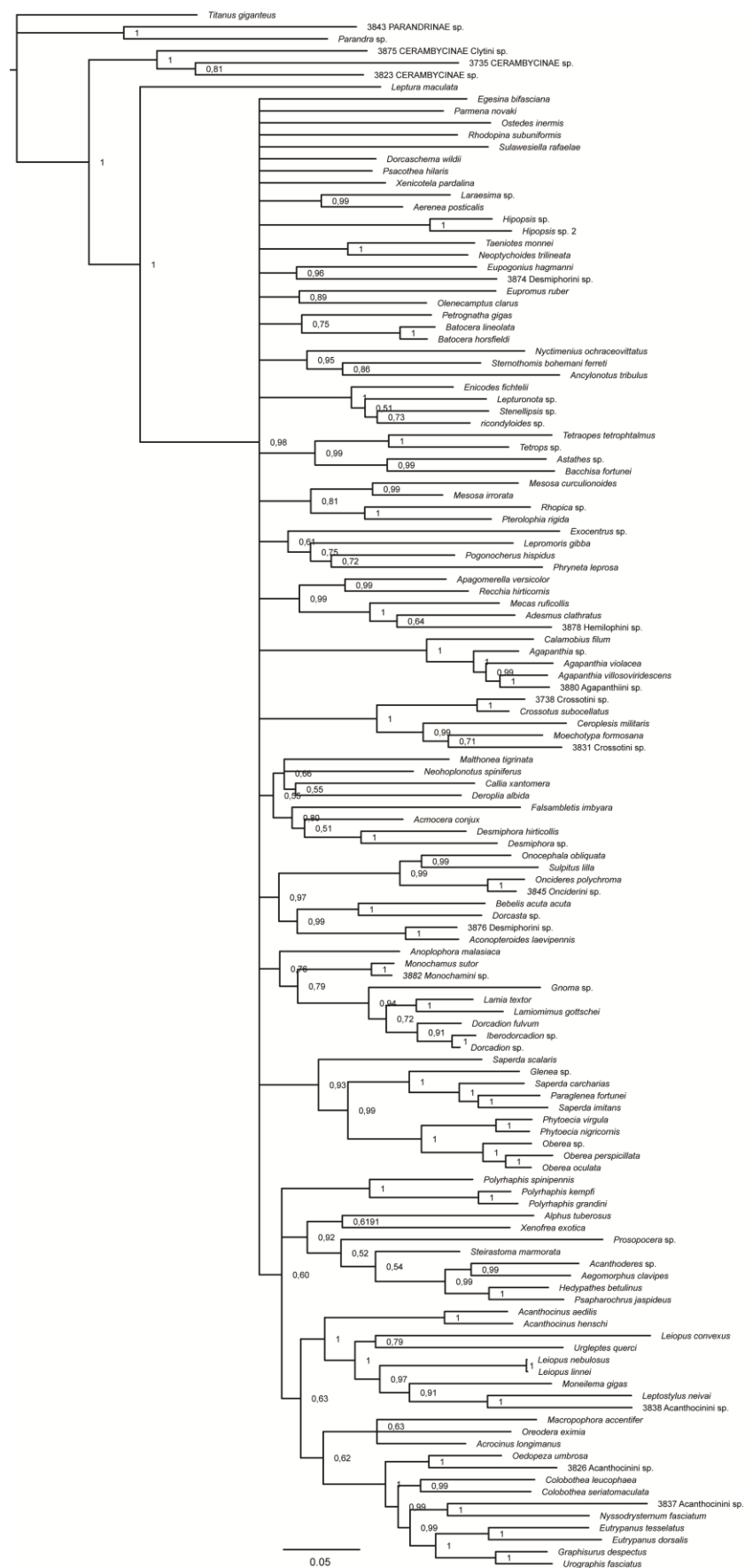


Figura 11. Hipótese filogenética resultante da inferência Bayesiana obtida a partir da matriz completa (130 terminais) com evidência total de caracteres (cox1–16S rRNA–Wg–CPS–28S rRNA). Valores de Probabilidade Posterior ≥ 50 são apresentados junto aos nós.



Figura 12. Hipótese filogenética resultante da análise de máxima verossimilhança obtida a partir da matriz completa (130 terminais) com evidência total de caracteres (cox1–16S rRNA–Wg–CPS–28S rRNA). Valores de Bootstrap ≥ 50 são apresentados junto aos nós.

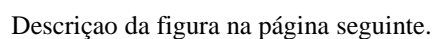


Figura 13. Hipótese sumarizada de relacionamento filogenético para as tribos de Lamiinae combinando os resultados obtidos das análises de máxima verossimilhança e inferência bayesiana com as matrizes reduzida e completa. Cladograma construído sobre a topologia resultante da inferência bayesiana realizada com o conjunto de dados reduzidos (Figura 10, esquerda).

Linhas tracejadas indicam o posicionamento sugerido dos táxons adicionados à topologia com base nos resultados da matriz completa. Círculos brancos indicam Probabilidade Posterior ≥ 80 na árvore reduzida; círculos negros indicam os clados igualmente obtidos com Probabilidade Posterior ≥ 80 nas topologias resultantes das análises realizadas com a matriz reduzida e completa; e círculos cinza indicam Probabilidade Posterior ≥ 80 na árvore completa. Clados ressaltados indicam as tribos obtidas como linhagem monofiléticas, considerando as mudanças taxonômicas propostas neste estudo.